ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 92

11

НОЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2007

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина, Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский,
Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова,
И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina, Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky,
Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, M. G. Pimenov, I. N. Safronova,
I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **И. И. Шамров**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *О. В. Новикова*
Корректор *М. Н. Сенина*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 92, № 10: 23.10.2007.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 12.10.2007. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 14.3. Уч.-изд. л. 16.8. Тираж 411 экз. Тип. зак. № 1629. С 237

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.naukaspb.spb.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2007 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2007 г.

УДК 582 : 576.1

© А. Д. Потёмкин

MARCHANTIOPHYTA, *BRYOPHYTA*, *ANTHOCEROTOPHYTA* — ОСОБЫЕ ПУТИ ГАМЕТОФИТНОГО НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

A. D. POTEMKIN. *MARCHANTIOPHYTA*, *BRYOPHYTA*, *ANTHOCEROTOPHYTA* — THE SPECIFIC WAYS OF GAMETOPHYTE TREND OF EVOLUTION OF THE LAND PLANTS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 346-36-43
E-mail: Potemkin_alexey@mail.ru

Поступила 31.01.2007
Окончательный вариант получен 07.05.2007

Рассмотрены вопросы таксономического подразделения мохообразных, выхода растений на сушу и сопряженного с этим становления гаметофитного направления эволюции высших растений. Проведено сравнение известных отличительных признаков печеночников, мхов и антоцеротовых, проявляющихся на всех стадиях их жизненного цикла, включая особенности их экологии, географического распространения и биохимической организации, а также данные молекулярных исследований. Высказано предположение, что эти группы эволюционировали, по-видимому, от разных предковых типов, возникших в разное время от зеленых водорослей. На этом основании печеночники, мхи и антоцеротовые рассматриваются как альтернативные пути гаметофитного направления эволюции, которые целесообразно различать как самостоятельные отделы: *Marchantiophyta*, *Bryophyta* и *Anthocerotophyta* соответственно.

Ключевые слова: печеночники, мхи, антоцеротовые, мохообразные, высшие растения, симбиоз мохообразных с грибами, эндомикориза, эволюция, выход растений на сушу.

Ключевым моментом на заре эволюции высших растений явилось образование гаметофитного и спорофитного направлений эволюции, включающих бессосудистые и сосудистые высшие соответственно.[1] Бессосудистые высшие — мохообразные — объединяют печеночники, мхи и антоцеротовые: группы, принципиально различающиеся степенью развития спорофита и его связи с гаметофитом. Спорофит у печеночников имеет наиболее простое строение и находится по меньшей мере до созревания спор под покровами гаметофита. У мхов строение спорофита более сложное и он обычно находится вне покровов гаметофита с ранних стадий развития, а у антоцеротовых сложно устроенный спорофит, как правило, освобождается из-под покровов гаметофита на ранних стадиях развития, характеризуется неограниченным ростом и формирует споры с момента созревания коробочки до окончания вегетации.

Печеночники, мхи и антоцеротовые до последнего времени рассматривались и нередко продолжают рассматриваться в отечественной литературе как представители одного отдела *Bryophyta*. Впервые таксономическое подразделение *Bryophyta* было предложено в 1864 г. A. Braun в работе P. Ascherson «Flora der Provinz Branderburg» и включало в себя водоросли, грибы, лишайники и мхи (Parihar, 1961). W. Schimper в 1879 г. присвоил *Bryophyta* ранг «Stamm», соответствующий современному рангу отдела и отнес к нему мхи, печеночники и антоцеротовые. В трактовке Schimper (1890) отдел *Bryophyta* состоял из единственного класса *Muscinae* с 2 порядками: *Hepaticae*, включавшего антоцеротовые наряду с собственно печеночниками, и *Bryoideae* — собственно мхи.[2] Обобщающий русский термин «мохообразные» для всех групп *Bryophyta* sensu lato был впервые предложен И. Н. Горожанкиным (1897) и позже употреблялся Д. К. Зеровым (1945, 1972), К. И. Мейером (1947, и др.), И. И. Абрамовым и К. И. Савич-Любицкой (1963) и многими отечественными бриологами. Используемый же рядом авторов в соответствии с рекомендациями А. Л. Тахтаджяна (1956) термин «моховидные» не нашел широкого распространения среди отечественных бриологов.

---

[1] У папоротников из семейств *Grammitidiaceae*, *Hymenophyllaceae* и *Vittariaceae* известно явление «независимого» гаметофита, т. е. гаметофита, который утратил вторую фазу жизненного цикла — спорофит (Арнаутова, 2006) и перешел фактически к укороченному варианту бриофитного жизненного цикла, размножаясь только вегетативно. Подобные отклонения являются вторичными.

С начала XX в. отдел *Bryophyta* подразделяется многими авторами вслед за M. A. Howe (1899) на 3 класса: *Hepaticae* (= *Hepaticopsida*), *Musci* (= *Bryopsida*) и *Anthocerotes* (= *Anthocerotae*, *Anthocerotopsida*, *Anthoceropsida*)[3] (Campbell, 1918, 1940; Schuster, 1953, 1958; Takhtajan, 1953; Smith, 1955; Parihar, 1961; Абрамов, Абрамова, 1978а, б, в, и др.). В то же время ряд авторов различал в отделе *Bryophyta* только 2 класса: печеночные (*Hepaticae*) и листостебельные мхи (*Musci*), при этом антоцеротовые выделялись в самостоятельный порядок (Савич, Ладыженская, 1936; Buch et al., 1938) или подкласс (Verodoorn, 1932; Arnell, 1956) класса *Hepaticae*, а H. Bold (1957) рассматривал антоцеротовые как класс отдела *Hepatophyta.* Объединение антоцеротовых с печеночниками в один класс обусловило возникновение русского термина «печеночные мхи», который в современном понимании объединяет 2 эволюционно сильно обособленные группы: «печеночники» и «анотоцеротовые».

Впервые различать печеночники и мхи в ранге отделов стал H. Bold (1956, 1957), а антоцеротовые были выделены в самостоятельный отдел Р. Н. Шляковым (1976). Их статус был валидно обнародован годом позже R. Stotler и B. Crandall-Stotler (1977). Большинство последующих таксономических и молекулярных исследований показало справедливость рассмотрения печеночников, мхов и антоцеротовых в качестве самостоятельных отделов: *Marchantiophyta* (= *Hepatophyta*, *Hepaticae*), *Bryophyta* (= *Musci*) и *Anthocerotophyta* (= *Anthocerotae*) (Crandall-Stotler, 1984; Samigullin et al., 2002; Palmer et al., 2004; Shaw, Renzaglia, 2004; Forrest, Crandall-Stotler, 2005; Heinrichs et al., 2005; Stotler, Crandall-Stotler, 2005; He-Nygrén et al., 2006, и др.). В настоящее время лишь немногие исследователи продолжают придерживаться мнения о монофилетичности мхов и печеночников, выделяя их в ранге подотделов отдела *Bryophyta* (например: Frye, Stech, 2005а). Некоторые авторы объединяют печеночники, мхи и антоцеротовые в подцарство *Bryobiotina* D. H. Campbell 1891, Elem. Syst. Bot.: 86 («*Bryophyta*») (Doweld, 2001; Glime, 2006). Однако подразделение высших растений на 2 подцарства представляется недостаточно обоснованным и преждевременным. Более того, А. Доуэльд (Doweld,

---

[2] Работа W. P. Schimper (1890) опубликована после смерти автора в 1880 г. и по содержанию должна соответствовать первому изданию 1879 г.

[3] Окончания традиционных названий *Hepaticae*, *Musci* и *Anthocerotae* не указывают на их таксономический статус. Поэтому эти названия используются для обозначения печеночников, мхов и антоцеротовых независимо от различаемого таксономического статуса. Название *Hepatophyta*, согласно ст. 16.1. Международного кодекса ботанической номенклатуры (2001), не является законным, поскольку не основано на названии семейства и не включает описательную характеристику группы. В связи с этим оно было заменено на *Marchantiophyta* с типовым сем. *Marchantiaceae*.

2001) в подцарстве *Bryobiotina* выделил 4 отдела: *Marchantiophyta*, включающий только маршантиевые печеночники; *Ligniophytophyta*, с ископаемым *Langiophyton* (родовое название гаметофита *Horneophyton*) и *Lyonophyton*; *Anthocerotophyta*, с подотделами юнгерманниевых печеночников (*Jungermanniophytina*) и антоцеротовых (*Anthocerotophytina*); и отдел *Bryophyta* — мхи. Такое кардинальное изменение классификации рецентных мохообразных (отнесение печеночников к 2 отделам и объединение юнгерманниевых печеночников в 1 отдел с антоцеротовыми) должным образом не обосновано автором и не согласуется с данными современных исследований, которые охарактеризованы в настоящей работе.

Поскольку в современной отечественной литературе обсуждение вопросов возникновения, эволюции и дифференциации печеночников, мхов и антоцертовых практически отсутствует,[4] цель настоящей статьи — осветить эти вопросы на основании исследований основных групп мохообразных, проведенных в последние десятилетия.

Мохообразные, вслед за Л. В. Бардуновым (1984), нередко называют «древнейшими на суше». Это название, как свидетельствуют данные последних палеонтологических и молекулярных исследований, в значительной степени правомерно. Однако, хотя мохообразные и древнейшие из высших растений, вышедших на сушу, они не были первыми.

Первыми наземными растениями были, по-видимому, водоросли, адаптировавшиеся к произрастанию на суше (Каратыгин, 1993), от которых и произошли мохообразные. Высшим растениям наиболее близки зеленые нитчатые водоросли рода *Coleochaete* (Pringsheim, 1855; Зеров, 1945, 1972; Mishler, Churchill, 1984; Рейвн и др., 1990; Kenrik, Crane, 1997; Renzaglia et al., 2000), характеризующегося жизненным циклом с доминированием гаметофита, оогамным половым процессом и диплоидным поколением, представленным зиготой, подвергающейся редукционному делению после периода покоя (Мошкова, Голлербах, 1986). Наряду с набором пигментов их сближают с высшими растениями детали клеточного деления, а именно формирование фрагмопласта и разрушение ядерной оболочки в начале митоза. Кроме того, они, как и высшие растения оогамны, т. е. имеют дифференцированные гаметы — неподвижные яйцеклетки и подвижные спермии (Мошкова, Голлербах, 1986, и др.).

Выдвижение *Coleochaete* с оогамным циклом и представленным в диплоидном поколении только зиготой в качестве водорослевого предка высших растений и вместе с тем значительно более сложное строение спорофита наиболее примитивных современных групп печеночников, мхов и антоцеротовых (Shaw, Renzaglia, 2004; и др.) предполагают наличие целого ряда промежуточных предковых типов мохообразных, эволюционировавших в направлении усложнения строения спорофита. Данный процесс был, по-видимому, связан с задержкой процесса мейоза у диплоидного поколения и дифференциацией стерильных тканей спорофита (Зеров, 1945; Мейер, 1948).

---

[4] Среди последних отечественных работ заслуживает внимания вышедшее тиражом 200 экз. учебное пособие П. И. Заплатина «Происхождение и эволюция высших споровых растений» (Заплатин, 2003), целостно и достаточно корректно обсуждающее вопросы эволюции споровых растений на основании работ, вышедших до 2001 г. (в основном до 1980-х годов). В этой работе трактовка основных групп мохообразных приводится согласно 4-му тому «Жизни растений» (Абрамов, Абрамова, 1978а, б, в). Особого внимания заслуживают филогенетические исследования Г. Ф. Рыковского (2001, и др.), различавшего печеночники, мхи и антоцеротовые (наряду с такакиевыми) в ранге самостоятельных отделов. Однако выводы Рыковского (2001), поддерживающего мнение B. Crandall-Stotler (1986) относительно обособленности такакиевых в ранге отдела (*Takakiophyta*), не подтвердились последними молекулярными исследованиями (Shaw, Renzaglia, 2004).

Выход первых высших растений на сушу датируется серединой Ордовика, т. е. около 476 млн лет назад (Kenrik, Crane, 1997). Именно с этого времени (Llanvirn) известны первые дисперсные микрофоссилии (споры и остатки побегов) растений, сходных с мохообразными (Wellman, Gray, 2000). Климат Ордовикского времени был теплый и влажный в большой части современной Северной Америки и Евразии, но более холодный на южных континентах (Margolin, 2002). Такие условия благоприятствовали процессу освоения суши первыми наземными растениями. Этот процесс происходил при участии симбиотических и сапротрофных грибов, участвовавших как в образовании микоризы, так и почв. Все известные группы характеризовались наличием арбускулярной эндомикоризы, образуемой представителями *Glomeromycota.* Грибные симбионты, по-видимому, играли решающую роль в увеличении снабжения растений водой и питательными веществами во время освоения суши и, таким образом, оказали серьезное влияние на формирование первых наземных экосистем (Каратыгин, 1993; Taylor et al., 2005). Развитие такого симбиоза представляется особенно важным для древних мохообразных, обитавших на почве в условиях переменного увлажнения.

Развитие эндомикоризы характерно для печеночников и антоцеротовых, но не выявлено у мхов (Duckett et al., 1991). Среди высших споровых растений, по-видимому, только мхи и хвощи не имеют симбиотических ассоциаций с грибами (Read et al., 2000).

До настоящего времени остается открытым вопрос — какая группа мохообразных была «древнейшей на суше»? По-видимому, первыми высшими растениями были печеночники или антоцеротовые, характеризующиеся простым слоевищным строением и плагиотропным ростом. Палеонтологические данные свидетельствуют в пользу печеночников (Östendorp, 1987; Kenrik, Crane, 1997) и поддерживаются многими молекулярными данными, которые, однако, нередко не согласуются между собой и до сих пор не позволяют определить «первенство» какой-либо из этих 2 групп (ср.: Samigullin et al., 2002; Duff et al., 2004; He-Nygrén et al., 2004, 2006; Ahonen, 2005). Следует подчеркнуть, что редкость и незначительное обилие современных антоцеротовых, обусловленные их низкой конкурентоспособностью по сравнению с другими высшими растениями, предполагают низкую вероятность их нахождения в ископаемом состоянии и затрудняют интерпретацию палеонтологических данных.

В связи с постановкой вопроса о предковой группе мохообразных возникает проблема определения облика древнейших на суше высших растений. По этому вопросу относительно печеночников выдвигались 2 альтернативные гипотезы: дорсивентрально уплощенного (слоевищного) (Leitgeb, 1874—1881) и радиально-симметричного предкового типа (Delpino, 1888; Wettstein, 1903—1908). Последняя гипотеза получила фундаментальное развитие в трудах R. M. Schuster (1966, 1984b, и др.). Серьезным фактом, поддерживающим первичность радиально-симметричного строения гаметофита, является сохранение такого строения вблизи «гинецеев»[5] у многих билатерально симметричных печеночников. Альтернативная гипотеза слоевищного предка нашла подтверждение в современных молекулярных исследованиях (He-Nygrén et al., 2006, и др.). Однако J. Heinrichs с соавт. (2005) и I. Ahonen (2005) указывают на возможность почти одновременного возникновения слоевищных и радиально-симметричных печеночников и подчеркивают, что в таком случае в настоящее время вряд ли можно определить первичность происхождения слоевищного или облиственного типа. Вместе с тем на известных молекулярных деревьях род *Treubia*, относящийся к дорсивентрально симметричному типу, занимает базальное положение.

---

[5] Под гинецеем (от греч. gyné — женщина и oikíon — дом) обычно понимается совокупность всех плодолистиков у цветковых растений (Биологический.., 1986). В бриологии, однако, устоялось понятие гинецей, означающее совокупность архегониев и окружающих их покровных структур (Glossarium.., 1990) и в целом соответствующее семантике слова.

Как отмечает I. Ahonen (2005), ссылаясь на работу, посвященную влиянию ауксина на строение наземных растений, известных из Позднего Силура и Раннего Девона (Cooke et al., 2003), изменение плана строения, обусловленное видоизменением апикальной клетки, может регулироваться ауксином, возможно, посредством генов MADS box. Указанный факт предполагает вероятность быстрого изменения плана строения.

По мнению автора, в связи с решением этого вопроса следует обратить внимание на условия, в которых могла возникнуть та или иная форма роста гаметофита. В случае освоения первичных субстратов еще неосвоенной суши преимущество должны были иметь именно слоевищные и дорсивентрально уплощенные листостебельные формы, способные поглощать и сохранять капиллярную влагу субстрата всей своей поверхностью,[6] и в то же время адаптированные физиологически к переживанию временного высыхания. Возникновение же радиальносимметричных прямостоячих форм представляется связанным с конкуренцией в условиях недостаточного освещения и/или ограниченного размера доступных ниш. Таким образом, первые наземные растения, печеночники или антоцеротовые, по-видимому, имели уплощенное строение и характеризовались плагиотропным ростом, а возникновение радиальносимметричных ортотропных форм было вторичным.

Для всех мохообразных характерна в значительной степени **независимая эволюция гаметофита и спорофита**, обусловленная, по мнению автора, разным давлением отбора на них. Темпы эволюции гаметофита зависят, по-видимому, прежде всего от постоянства условий, в которых он произрастает. Скорость эволюции спорофита определяется в основном частотой его образования и постоянством условий, в которых он развивался. Именно различие темпов эволюции гаметофита и спорофита привнесло значительные трудности в интерпретацию эволюционного положения таксономических групп печеночников, мхов и антоцеротовых. Специфика гаметофитного направления эволюции может быть объяснена высокой фенотипической «проявленностью» признаков гаплоидного и более долгоживущего поколения — гаметофита — и непосредственным отбором по этим признакам.

Гаметофит мхов и печеночников в большинстве случаев многолетний и развивает один или несколько спорофитов. Особенностью печеночников является скрытость спорофитов до созревания коробочки под покровами гаметофита от воздействий окружающей среды. Это определяет значительное однообразие и простоту его строения: вскрывающаяся обычно 4 створками коробочка без колонки и устьиц, на нежной, белесой, лишенной механических тканей ножке, обычно быстро вытягивающейся под действием осмотических сил только после созревания спор (клеточные деления при этом уже не идут) (Schuster, 1966). У мхов же спорофит обычно появляется из-под покровов гаметофита на ранних стадиях развития на ножке, содержащей механические ткани и развивающей по мере созревания пигментацию. На протяжении большей части жизни до созревания спор он остается подверженным воздействию условий окружающей среды. Коробочка мхов характеризуется сложным строением и в большинстве случаев имеет развитую колонку, крышечку и устьица. Распространение спор обычно регулируется гигроскопичными зубцами перистома. Единственным покровом спорофита большинства мхов является выносимый коробочкой на верхушке колпачок (калиптра) — видоизмененная стенка архегония (Buck, Goffinet, 2000, и др.). Особенностью антоцеротовых является развитие многочисленных рожковидных спорофитов на одном гаметофите, обычно отмирающим в конце вегетативного периода, при этом в отдельных случаях спорофиты могут некоторое время сохранять жизнеспособность после отмирания гаметофита. Рожковидные спорофиты антоцеротовых состоят из стопы и коробочки, нарастающей благодаря интеркалярной меристеме в основании, вскрывающейся обычно 2 створками и формирующей споры на протяжении всей жизни спорофита. Коробочки антоцеротовых разных родов и видов различаются толщиной стенки, степенью развития колонки и устьиц.

---

[6] Как отмечали K. S. Renzaglia с соавт. (2000 : 772), «прижатие к субстрату приводит к максимальному контакту с источником влаги и, таким образом, минимизирует потенциальную возможность гибели от высыхания».

Уровень морфологического разнообразия гаметофита печеночников, мхов и антоцеротовых различен. Наиболее многообразно строение гаметофита печеночников (Renzaglia et al., 2000), у которых оно бывает слоевищное или листостебельное, причем разнообразие формы листьев у печеночников чрезвычайно велико и, по мнению R. M. Schuster (1984a), сопоставимо с таковым цветковых растений. Листья печеночников бывают цельными и лопастными. У некоторых видов рода *Schistochila* встречаются перистораздельные листья. Число лопастей варьирует от 2 до 13. Вырезки листа могут быть от мелких до очень глубоких, идущих почти до самого основания. Листья нередко плоские, но чаще они складчатые, различным образом вогнутые, а в ряде групп сложены так, что одна из лопастей прилегает к другой. Форма разных лопастей сложенных листьев может сильно различаться. Край варьирует от цельного до зубчатого и реснитчатого. Поверхность листа покрыта гладкой или папиллозной кутикулой, редко она мамиллозная или покрыта упорядоченными пластинчатыми выростами. У видов отдельных родов листья редуцированы до слизистых папилл, расположенных упорядоченно на уплощенном (*Zoopsis*) или округлом водорослеподобном стебле (*Phycolepidozia*) (Schuster, 1984a).

Строение слоевищного гаметофита печеночников также достаточно разнообразно и различается как по анатомическому строению, так и по характеру ветвления. Анатомическое строение бывает простое или сложное, дифференцированное на запасающую, ассимиляционную и эпидермальную ткани. Кроме того, слоевища могут быть неветвящиеся или 1—3-перисто или пальчато разветвленные. Дорсальная поверхность слоевищ обычно гладкая, реже — с ресничками или чешуйками на поверхности. На вентральной поверхности слоевищ у маршантиевых и некоторых слоевищных юнгерманниевых печеночников развиты брюшные чешуи.

Принципиальным отличием гаметофита печеночников и антоцеротовых от мхов является развитие эндомикоризы (Duckett et al., 1991). У печеночников она отмечена для большинства групп кроме эпифитов и в основном образована грибами отдела *Glomeromycota.* Симбиоз с аско- и базидиомицетами отмечен лишь для некоторых эволюционно продвинутых групп (Carafa et al., 2003; Nebel et al., 2004). Несмотря на самое высокое среди мохообразных видовое разнообразие мхов, уровень морфологического многообразия их гаметофита ниже, поскольку он представлен исключительно листостебельными формами. Особенности строения гаметофита мхов обусловлены характером ветвления, степенью развития механических и проводящих тканей, морфологией листьев, характеризующихся нелопастным строением, и особенностями их прикрепления. У антоцеротовых же гаметофит всегда слоевищный и обычно без срединного ребра, которое развито только у видов тропического рода *Dendroceros.* Разнообразие строения гаметофита антоцеротовых связано в основном с характером ветвления слоевища и развитием полостей внутри него. Характерной чертой гаметофита большинства антоцеротовых является развитие на вентральной поверхности слизевых щелей, иногда ошибочно называемых «устьицами». Через них в слизевые камеры слоевища проникают цианобактерии рода *Nostoc*, находящиеся в симбиотических отношениях с антоцеротовыми и формирующие характерные темно-синие пятнышки, просвечивающие через края слоевища. Симбиотические отношения между антоцеротовыми и азотофиксирующими бактериями, по мнению K. S. Renzaglia с соавт. (2000), способствуют их успешному развитию в условиях недостатка азотного питания.

Прикрепление гаметофита к субстрату осуществляется обычно ризоидами. Степень развития ризоидов различна у разных видов и зависит от условий их произрастания. Лишь у примитивных гапломитриевых печеночников (*Haplomitrium*) и такакиевых мхов (*Takakia*) ризоиды никогда не развиваются и гаметофит прикрепляется к субстрату голыми подземными корневищеподобными ветвящимися участками стеблей. Ризоиды у мхов многоклеточные, с косыми перегородками, обычно окрашенные и однорядные, лишь в роде *Andreaea* нередко двурядные (Murray, 1988). В отличие от других мохообразных ризоиды у мхов могут спорадически или интенсивно ветвиться на своем протяжении (Koponen, 1968; Buck, Goffinet, 2000). У печеночников они, как правило, одноклеточные и преимущественно бесцветные, не ветвящиеся на всем протяжении, хотя могут быть разветвленные на самых концах, иногда более или менее коричневатые или пурпурные. Лишь в сем. *Schistochilaceae* они многоклеточные на разветвленных концах, с поперечными клеточными стенками. У антоцеротовых же ризоиды одноклеточные и бесцветные.

Важнейшей структурой гаметофита, обусловливающей его рост, является точка роста — апикальная клетка с прилежащими тканями. **Защита точки роста** у печеночников, мхов и антоцеротовых осуществляется по-разному. У печеночников точку роста защищают ювенильные листья, брюшные чешуи и их гомологи — слизевые папиллы. У мхов же (кроме *Andreaeobryum*) защита точки роста происходит ювенильными листьями и располагающимися в их пазухах так называемыми аксиллярными (от англ. axil — пазуха) булавовидными волосками (Абрамова и др., 1954; Schuster, 1984a; Murray, 1988; Renzaglia et al., 2000; Игнатов, Игнатова, 2003, 2004). Особенностью гаметофита антоцеротовых является отсутствие каких-либо листоподобных структур, включая слизевые папиллы, и уникальная среди мохообразных защита гаметофита от высыхания обильной секрецией слизи не только верхушечными клетками слоевища, расположенными близ точки роста (Schuster, 1984c), но и практически любой клеткой слоевища (Renzaglia et al., 2000).

Листостебельные гаметофиты юнгерманниевых печеночников (подкласс *Jungermanniidae* класса *Jungermanniopsida*) и мхов принципиально отличаются друг от друга по **характеру закладки листьев**. У юнгерманниевых печеночников (кроме видов порядка *Pleuroziales*) листья изначально закладываются в 3 рядах, расположенных под углом 120° друг к другу. Во многих случаях последующее развитие ведет к частичной или полной редукции третьего, вентрального (брюшного), обращенного к субстрату, ряда листьев. У видов же порядка *Pleuroziales* этот ряд не развивается вообще. У некоторых видов рода *Haplomitrium* (*H. mnioides*, *H. blumii*) редукции может подвергаться дорсальный ряд листьев. У мхов же в отличие от печеночников закладка листьев обычно происходит по спирали: каждый последующий лист закладывается под углом 137° к предыдущему. В ходе последующего развития угол, под которым листья располагаются друг по отношению к другу, может меняться, и листорасположение на сформированных побегах может быть 5-рядным

(*Paludella*), 3-рядным (*Fontinalis*) или 2-рядным (*Bryoxiphium*, *Fissidens*, *Schistostega*) (Crandall-Stotler, 1984; Schofield, Hébant, 1984). Кроме того, особенностью морфогенеза листьев листостебельных печеночников является их слабая взаимосвязь с формированием коры стебля, что обусловливает легкое отделение листьев от стебля. У мхов же образование клеток листьев более тесно взаимосвязано с формированием клеток коры и сердцевины стебля, в связи с чем при отделении листьев часто отделяется коровой слой.[7] У листьев мхов с хорошо сформированной жилкой (как у некоторых *Polytrichales*) могут развиваться листовые следы, связывающие лист с сердцевиной стебля (Hébant, 1977; Crandall-Stotler, 1984).

Нарастание листьев у большинства печеночников происходит 2 апикальными клетками (кроме *Haplomitrium*, *Fossombronia*), тогда как у мхов, включая *Takakia*,[8] — одной апикальной клеткой. В связи с этим развитие листьев у печеночников изначально проходит через двулопастную стадию, а у мхов листья всегда цельные, т. е. без лопастей.

Строение стебля мхов и листостебельных печеночников также отличается. Важнейшее отличие проявляется в частом развитии мхами более или менее сложно устроенного центрального пучка, который, как правило, отсутствует у листостебельных печеночников. Кроме того, стебель у мхов обычно радиально симметричный, а у печеночников преимущественно дорсивентрально уплощенный (Абрамова и др., 1954; Абрамов, Абрамова, 1987б, в; Schuster, 1984a). Важное различие прослеживается в **строении проводящих пучков**, характерных для мхов и некоторых печеночников. Клетки проводящих пучков печеночников развивают многочисленные возникающие из плазмодесм перфорации или ямки, а не косые частично гидролизованные концы стенок, характерные для гидроидов мхов, и напоминают удлиненные мертвые паренхиматические клетки. Гидроиды мхов, напротив, похожи на нелигинифицированные проводящие элементы низших сосудистых растений (Schreirer, 1975). Вместе с тем следует подчеркнуть, что, хотя способность развивать колленхиматическую поддерживающую ткань проводящих пучков развита как у мхов, так и у печеночников, флоэмоподобная ткань известна только у мхов (Crandall-Stotler, 1984).

Другим важным дифференциальным признаком печеночников, мхов и антоцеротовых является **способ возникновения и развития ветвей**. У мхов ветвление экзогенное интеркалярное, при этом ветви возникают только из особых недифференцированных стеблевых инициалей, образующихся в базископически расположенных (т. е. вдали от апикальной клетки) поверхностных клетках трехклеточного производного. Они экзогенные по происхождению и развиваются несколько выше пазух нижележащих листьев (Абрамов, Абрамова, 1978в; Crandall-Stotler, 1984;

---

[7] У мхов первое деление эпидермальной клетки, дающей начало листу и тканям стебля, идет параллельно поверхности стебля, т. е. периклинально. Образующаяся в результате этого деления внутренняя клетка дает начало инициалям коры и центрального пучка стебля, тогда как наружная после поперечного деления формирует апикально ориентированную листовую инициаль и лежащую в ее основании стеблевую инициаль, которая образует эпидермальные клетки междоузлия стебля, а также может давать начало инициали боковой ветви. Листовая инициаль с двумя отчленяющими поверхностями формирует лист. У юнгерманниевых же печеночников первое деление эпидермальной клетки идет перпендикулярно свободной поверхности одной из ее латеральных стенок, т. е. антиклинально. Следующее деление формирует 3-клеточный зачаток из одной внутренней клетки — стеблевой инициали и 2 наружных клеток, которыми и осуществляется нарастание листа (Crandall, 1969; Crandall-Stotler, 1984).

[8] Как показала B. Crandall-Stotler (1986 : 16), каждый трубчатый сегмент *Takakia* возникает независимо из одной поверхностной инициали. Инициали трубчатых сегментов закладываются в спиральной последовательности как листья у мхов. Лишь впоследствии основания близлежащих сегментов сливаются, создавая видимость 2-лопастных листьев.

Игнатов, Игнатова, 2003). Ветвление печеночников значительно разнообразнее: терминальное и интеркалярное. Инициали терминальных ветвей могут возникать у верхушки побега (акроскопически) и замещать инициали листа или могут формироваться из недифференцированных поверхностных клеток позади листьев. Кроме того, они могут возникать из уже сформированных коровых клеток путем их дедифференциации (например, адвентивные ветви). Интеркалярные же ветви образуются из клеток сердцевины стебля и развиваются в пазухах листьев или амфигастриев. Обособленно стоит примитивный род *Haplomitrium*, для которого характерно экзогенное интеркалярное ветвление, при этом ветви возникают не в пазухах листьев как у мхов, а между соседними листьями (Crandall-Stotler, 1984; Schuster, 1984a). У антоцеротовых ветвление дихотомическое, посредством деления апикальной клетки, ведущее к возникновению равновеликих ветвей. Возможно также развитие симподиального ветвления. Спящие ветви, встречающиеся у слоевищных печеночников, неизвестны у антоцеротовых (Crandall-Stotler, 1984). Таким образом, ветвление мхов экзогенное интеркалярное (базископическое), с ветвями, расположенными над пазухами листьев, у печеночников — терминальное и эндогенное интеркалярное, изменчивое по местоположению ветвей или экзогенное интеркалярное непазушное, а у антоцеротовых — терминальное.

Важными отличительными чертами гаметофитов печеночников, мхов и антоцеротовых являются **характер клеточной сети и тенденции развития утолщений клеточных стенок листа**. У **печеночников** клеточная сеть на протяжении листа обычно более или менее однородная, образована преимущественно изодиаметрическими клетками, а жилка никогда не развивается. Лишь к основанию клетки обычно становятся более удлиненными, чем в средней части листа. Только у некоторых видов выражена дифференциация краевых клеток, образующих более или менее отчетливую кайму. Для видов родов *Diplophyllum* и *Herbertus* характерно развитие жилкообразной (в отличие от мхов однослойной) полосы из более светлоокрашенных удлиненных клеток, идущей от основания к верхушкам лопастей листьев. У **мхов** же клетки часто имеют длину, в несколько раз превышающую ширину, и во многих случаях сильно отличаются по форме, размерам и характеру утолщений стенок в разных частях листа, а многослойная жилка часто развита. Клетки листовой пластины обычно слабо удлиненные или изодиаметрические у верхоплодных мхов и сильно удлиненные у бокоплодных (Buck, Goffinet, 2000).

У **печеночников** угловые утолщения клеточных стенок обычно развиты. Их размеры значительно варьируют в зависимости от условий среды и у различных видов. По величине они могут достигать размеров клеточной полости (как у *Odontoschisma macounii* и *Scapania simmonsii*). Вместе с тем клеточные стенки между утолщениями, как правило, остаются тонкими. Развитие клеток с равномерно утолщенными стенками у печеночников наблюдается преимущественно локально — в виде каймы по краю листа (как у *Arnellia fennica* и многих видов рода *Scapania*). Лишь у немногих печеночников клетки листа могут развивать равномерно утолщенные стенки (некоторые виды родов *Cephaloziella* и *Scapania*). У **мхов** же, напротив, угловые утолщения обычно отсутствуют или мелкие, при этом стенки часто более или менее утолщенные. Если же клетки листьев развивают крупные угловые утолщения (как у *Aulacomnium palustre*), то стенки между ними также утолщенные. В некоторых случаях (как у некоторых видов *Racomitrium*) утолщения клеточных стенок развиваются настолько, что клеточная полость почти исчезает (Абрамова и др., 1954; Игнатов, Игнатова, 2003). Несмотря на отмеченные выше различия клеточной структуры листьев печеночников и мхов, клетки коры стебля обеих групп часто формируют равномерно утолщенные стенки. **Большинство антоцеротовых** в отличие от остальных мохообразных неспособно развивать какие-либо утолщения клеточных стенок гаметофита. Исключение представляет эволюционно продвинутый род *Dendroceros*, слоевища которого могут развивать клетки с крупными угловыми утолщениями стенок (Hasegawa, 1982). Таким образом, печеночники и мхи отличаются от антоцеротовых выраженной способностью развития разнообразных утолщений клеточных стенок гаметофита и друг от друга отсутствием/развитием жилки листа, характером клеточной сети и утолщений клеточных стенок листьев.

Важной отличительной чертой печеночников и мхов от остальных высших растений является развитие ими **пигментации клеточных стенок**, обычно называемой вторичной пигментацией, наряду с окраской, обусловленной пигментацией пластид (хлорофилла *a*, *b*, каротиноидов и ксантофиллов, как у всех высших растений). Кроме того, у печеночников на окраску растений может влиять также и окраска масляных тел (Schuster, 1966). Окраска гаметофитов печеночников и мхов чрезвычайно изменчива и варьирует от зеленой до черно-бурой и темно-фиолетово-пурпурной. Часто коричневый и красный пигменты клеточных стенок развиваются вместе и маскируют друг друга. У ряда печеночников (*Pleurocladula albescens*, большинство видов рода *Cephalozia*, а также роды *Aneura*, *Metzgeria*, *Sauteria* и др.) и некоторых мхов (*Bryum argenteum*, *Plagiothecium* spp., *Schistostega pennata* и др.) вторичная пигментация не развивается. У некоторых печеночников и мхов также может развиваться интенсивная окраска антеридиев, обусловленная пигментацией пластид (Schuster, 1966). **Антоцеротовые** отличаются от печеночников и мхов **отсутствием вторичной пигментации слоевищ**. Оранжевую пигментацию могут развивать только антеридии. Таким образом, мхи и печеночники способны развивать вторичную пигментацию гаметофитов, а антоцеротовые — нет. Особенности окраски печеночников по сравнению с мхами обусловлены также пигментацией масляных тел.

Печеночники, мхи и антоцеротовые различаются и по **цитологическим признакам**. Только у печеночников в клетках встречаются **масляные тела**, ограниченные одной мембраной органеллы, возникающие из эндоплазматического ретикулума и содержащие ферменты и вещества терпеноидной природы. Часть содержимого масляных тел образует осмиофильное отложение на внутренней стороне мембраны, обладающее сильной светопреломляющей способностью, благодаря чему масляные тела легко отличаются от других ограниченных мембранами структур, особенно вакуолей (Glossarium.., 1990; Suire, 2000). Как подчеркивает B. Crandall-Stotler (1984), «присутствие этих органелл у подавляющего большинства печеночников и отсутствие их у мхов и антоцеротовых свидетельствуют об абсолютной дивергенции определенных метаболических схем печеночников и других мохообразных». W. B. Schofield (1985 : 12, 146) и B. Crandall-Stotler (1986) отмечают, что у *Takakia* и многих мхов также встречаются масляные тела. Эти структуры, однако, не ограничены мембраной, что отличает их от сложно устроенных масляных тел печеночников.

Принципиальной отличительной чертой антоцеротовых является развитие в клетках слоевища одиночных крупных **хлоропластов** (лишь у видов рода *Megaceros* их больше — до 2—4(12) в клетке и они несколько более мелкие) в отличие от других мохообразных, развивающих многочисленные мелкие хлоропласты. Показательно, что меристематические клетки всех антоцеротовых всегда содержат одиночные хлоропласты с рыхло сложенными тилакоидами, неизвестные у печеночников и мхов и характерные для зеленых водорослей. Кроме того, у многих антоцеротовых наблюдается развитие пиреноида[9] в хлоропластах, неизвестного у других высших растений и также характерного для зеленых водорослей. Формирование пиреноида в хлоропластах антоцеротовых, возможно, произошло вторично, поскольку он не выявлен у наиболее примитивного рода *Leiosporoceros* (Duff et al., 2004).

Следует отметить, что **биохимические исследования печеночников** показали их отличия от остальных высших растений. Печеночники являются единственной группой высших растений, синтезирующей лунуляровую кислоту — эндогенный ингибитор роста, контролирующий рост печеночников и косвенно влияющий на устойчивость их к обезвоживанию. У других высших растений сходные функции выполняет абсцизовая кислота (Бенешова, 1985). Согласно H. Yoshikawa с соавт. (2002), лунуляровая кислота может быть «старше» абсцизовой, поскольку для биосинтеза последней необходим молекулярный кислород. В этой же работе отмечается, что у печеночников не развита свойственная другим высшим растениям способность связывать ауксин в амиды и сложные эфиры (ester compounds). Вместе с тем, как указывала В. Бенешова (1985), печеночники способны трансформировать предшественников сескви- и дитерпеноидов в энантиомерные соединения (по отношению к соединениям, обнаруженных в других высших растениях). Эти соединения обнаружены у печеночников в значительных количествах. В этой работе также отмечается, что преобладающие компоненты масляных тел — сескви- и дитерпеноиды — являются оптическими антиподами соединений, обычно встречающихся у других высших растений. В целом же химический состав метаболитов (сескви- и дитерпеноидов, стероидов, фенольных соединений и углеводов, входящих в состав клеточных стенок) сходен с таковым остальных высших растений (Бенешова, 1985).

Основные (наиболее распространенные) **хромосомные числа** печеночников, мхов и антоцеротовых также различны: $n = 9$, 11 и 5 соответственно (Crandall-Stotler, 1984). Показательно, что они не сопоставимы с известными хромосомными числами видов родов зеленых водорослей *Chara* ($n = 7, 12, 14, 38, 42$) и *Coleochaete* ($n = 32, 34, 36, 42$) (Седова, 1996), считающихся наиболее близкородственными высшим растениям. Факт несопоставимости хромосомных чисел мохообразных и родов водорослей, рассматриваемых как наиболее близкие к предковому типу высших растений, предполагает наличие ряда неизвестных предковых типов мохообразных, промежуточных между зелеными водорослями и современными, печеночниками, мхами и антоцеротовыми.

Важнейшей отличительной чертой печеночников, мхов и антоцеротовых друг от друга является **особенность развития и морфологии гаметангиев**. Наиболее обособленное положение занимают антоцеротовые, развивающие эндогенные антеридии, не встречающиеся у других групп мохообразных. Антеридии антоцеротовых имеют более или менее округлое тело, переходящее в удлиненную ножку. Формированию антеридиев предшествует деление эпидермальной клетки параллельно плоскости дорсального эпидермиса слоевища. Между возникшими двумя клетками формируется полость — зачаточная антеридиальная камера, заполненная слизью, обеспечивающей защиту антеридиев от высыхания. В дальнейшем верхняя клетка двуклеточного зачатка формирует верхнюю стенку антеридиальной камеры, а нижняя (субэпидермальная) дает начало антеридиям. Они обычно образуются по нескольку (до 20—30) в камере за счет отчленения нижней клеткой добавочных антеридиальных инициалей и благодаря развитию дополнительных антеридиев из ножки первичных антеридиев. По мере их созревания камера увеличивается в размерах, ее стенка разрывается и спермии выходят наружу (Schuster, 1966; Шляков, 1975, и др.). Следует подчеркнуть, что определение антеридиев антоцеротовых как эндогенных относится к их местоположению, но не к иному по сути пути их развития, который в значительной степени сходен с таковым других мохообразных (Renzaglia et al., 2000). Архегонии у антоцеротовых, хотя и экзогенные, но так же, как и антеридии, погруженные. Важнейшая особенность развития архегониев антоцеротовых состоит в том, что в ходе их развития из эпидермальной клетки не образуется ножка, и они, будучи поверхностными по происхождению, оказываются погруженными в ткань слоевища. У них, как и у других мохообразных, в ходе последующих клеточных делений дифференцируются брюшко и шейка. Однако клетки стенки архегония вследствие его погружения в ткани слоевища слабо отличаются от остальных клеток слоевища. У других же мохообразных благодаря формированию ножки архегонии обычно развиваются над поверхностью гаметофита (Schuster, 1966; Шляков, 1975, и др.).

---

[9] Пиреноид — плотное образование белковой природы, в основном состоящее из фермента рибулезодифосфаткарбоксилазы, обычно окруженное крахмальными зернами (Седова, 1977).

У печеночников и мхов в отличие от антоцеротовых гаметангии располагаются обычно поверхностно и всегда имеют выраженную стенку, причем антеридии всегда экзогенные. Только у слоевищных печеночников гаметангии могут быть погружены в специальные незамкнутые камеры, формирующиеся вследствие неравномерного роста тканей слоевища. Антеридии и архегонии мхов и печеночников имеют сходный план строения, но разные пропорции. Антеридии состоят из ножки и тела, а архегонии — из ножки, брюшка и шейки. У печеночников антеридии развиваются обычно по одному или несколько в пазухах покровных листьев у листостебельных таксонов (при этом они нередко окружены парафизами, способствующими притяжению и сохранению капиллярной влаги) или же прикрыты покровными чешуями у слоевищных растений либо погружены в ткани слоевища. В последнем случае ножка антеридия может подвергаться сильной редукции. У большинства мхов антеридии булавовидные, суженные к основанию в короткую и массивную ножку. Они, как правило, располагаются на верхушках побегов или их ветвей, окружены парафизами и чашечкообразной оберткой перигониальных листьев. У *Takakia* они не окружены парафизами, хотя также образуются на верхушках побегов. При этом их развитие идет в центробежной последовательности, и они полностью или частично замещают листья (Smith, Davison, 1993). Лишь у видов родов *Sphagnum* и *Buxbaumia* антеридии имеют шаровидное тело, сидящее на тонкой 1—2-рядной ножке, и сходны по облику с антеридиями листостебельных печеночников. Так же, как и у печеночников, они сидят в пазухах покровных листьев колосковидных андроцеев у *Sphagnum* или в пазухе одиночного располагающегося на протонеме микроскопического покровного листа крайне редуцированного мужского гаметофита *Buxbaumia*. Таким образом, план строения антеридиев мохообразных в значительной степени определяется их расположением (в случае пазушного расположения они обычно округлые на тонкой длинной ножке), а сходство строения антеридиев филогенетически разошедшихся групп мохообразных является конвергентным.

Архегонии печеночников и мхов бутылковидные. Различия прослеживаются в расположении, пропорциях тела архегония и длине ножки. У печеночников они сидят на укороченной ножке и отчетливо расширены к находящемуся практически в основании брюшку (расширенной части архегония). У большинства печеночников архегонии собраны в гинецей — «пучок» архегониев, окруженный периантием, реже — другими защитными структурами. Иногда архегонии у печеночников располагаются одиночно. Парафизы между архегониями печеночников никогда не развиваются. У мхов архегонии имеют более длинные ножки, и соответственно область брюшка находится заметно выше, чем у печеночников. Они образуются на верхушках основных или укороченных боковых побегов («веточек») и окружены парафизами, способствующими притяжению и удержанию влаги в гинецее. У мхов в отличие от печеночников формирование архегония начинается с образования 2-рядного филамента, конечная клетка которого впоследствии формирует собственно архегоний (Renzaglia et al., 2000). Вследствие развития спорофита мхов вне покровов гаметофита защитные структуры гинецеев в отличие от печеночников просто устроены и представлены лишь перихецием — чашевидной оберткой листовой природы. У антоцеротовых же одиночные лишенные стенки архегонии погружены в ткани слоевища и защищены ими.

Принципиальное отличие антоцеротовых от печеночников и мхов прослеживается в **строении сперматозоидов**, являющихся наиболее сложно устроенными клетками, обеспечивающими успешное прохождение жизненного цикла в земноводных условиях. Сперматозоиды антоцеротовых — двужгутиковые билатерально симметричные, правозакрученные и чрезвычайно мелкие (около 3 мкм в диам.) в отличие от сперматозоидов прочих архегониат. Их план строения сходен с остальными мохообразными: спирально закрученный цилиндр с расположенным в передней части двигательным апаратом и 4 органеллами — передней митохондрией, компактным расположенным в центре ядром и пластидой со связанной с ней задней митохондрией. Сперматозоиды мхов и печеночников также двужгутиковые, но билатерально асимметричные и левозакрученные. Важнейшее отличие сперматозоидов мхов от сперматозоидов печеночников состоит в расположении пластиды и задней митохондрии вдоль внутренней поверхности ядра (т. е. в средней части клетки), а не в концевой части клетки (Bell, Hemsley, 2000 : Fig. 5.7; Renzaglia et al., 2000 : Figs 6c, d).

Оплодотворение и образование зиготы инициируют **развитие спорофита**, которое у печеночников, мхов и антоцеротовых протекает по-разному. Важнейшим отличием печеночников и мхов от антоцеротовых является направление первого деления зиготы. У печеночников и мхов оно горизонтальное, а у антоцеротовых — вертикальное. Именно эта черта определяет принципиальные особенности организации спорофита, по-видимому, вызванные строгим характером расположения органелл в зиготе (Crandall-Stotler, 1984): у печеночников и мхов он более или менее радиально-симметричный, тогда как у антоцеротовых — билатерально симметричный.

В ходе последующего развития спорофита проявляются и другие различия 3 групп мохообразных. У печеночников развитие стопы, ножки и коробочки синхронное, спорофит не имеет меристемы, механических и проводящих тканей, а также устьиц и скрыт до созревания под покровом гаметофита. После созревания спор нежные клетки ножки коробочки не делятся, а удлиняются под действием тургорных сил и выносят коробочку из-под покровов гаметофита (Schuster, 1966, 1984a). У мхов же, кроме *Sphagnum* и *Andreaea*, у которых ножка, вероятно, подверглась редукции, и *Andreaeobryum* — с синхронным развитием ножки и коробочки (ср.: Crandall-Stotler, 1984; Murray, 1988), в ножке формируется интеркалярная меристема, откладывающая клетки как базипетально, так и акропетально и обеспечивающая как рост ножки и развитие стопы, так и формирование коробочки. При этом развитие стопы и ножки идет опережающими темпами. У антоцеротовых вслед за первым (вертикальным) делением зиготы спорофит развивается посредством горизонтальных делений, формирующих 3 слоя клеток: нижний — дифференцирущийся в стопу, средний — обычно также формирующий стопу или образующий недолговечную меристему у видов рода *Notothylas*, и верхний, формирующий обычно меристематическую зону, откладывающую акропетально ткани коробочки (Crandall-Stotler, 1984). Таким образом, в отличие от интеркалярной меристемы мхов, откладывающей клетки, дифференцирующиеся акро- и базипетально, интеркалярная меристема антоцеротовых функционирует как базальная, откладывая только ткани коробочки в акропетальной последовательности.

Процесс **спорогенеза** протекает по-разному у рассматриваемых групп мохообразных. Важное отличие проявляется в **характере деления клеток археспория**. Если у мхов из археспория формируются только материнские клетки спор, то у печеночников и антоцеротовых наряду с материнскими клетками спор образуются материнские клетки элатер или псевдоэлатер — более или менее удлиненных стерильных диплоидных клеток, которые сначала выполняют питательную функцию, затем приобретают утолщения стенок, отмирают и функционируют как разрыхляющие споровую массу гигроскопические структуры. У печеночников деление клеток археспория продольное или косое и определяет более или менее вертикальное расположение элатер в коробочке, а у антоцеротовых — более или менее поперечное, обусловливающее послойное расположение спор и псевдоэлатер (Schuster, 1966 : Fig. 11). В дальнейшем у печеночников перед мейозом материнские клетки спор обычно митотически делятся, а материнские клетки элатер не делятся. Поэтому элатер, как правило, меньше, чем спор в 4 и более раз.[10] Они образованы одиночными не связанными друг с другом клетками, развивающими в большинстве случаев (1)2—3(4) спиральных утолщения стенок. Спиральные утолщения стенок клеток элатер обычно закручены против часовой стрелки (Kitagawa, 1980). У антоцеротовых же, наоборот, материнские клетки спор сразу переходят к мейозу, а материнские клеки псевдоэлатер митотически делятся, в связи с чем их число равно или превосходит число спор. Псевдоэлатеры либо коленчато изогнуты и образованы несколькими удлиненными клетками неправильной формы с неупорядоченными утолщениями, либо сильно вытянуты, сходны с элатерами печеночников и развивают спиральные утолщения (*Megaceros*) или же они шаровидные со спиральными утолщениями (*Notothylas*).

Важной отличительной чертой мхов, печеночников и антоцеротовых является **состав специальной оболочки материнской клетки спор** (special mother cell wall) и **послойное строение оболочки спор**. В то время как в состав специальной оболочки материнской клетки спор мхов и юнгерманниевых печеночников не входит каллоза, в составе специальной оболочки антоцеротовых и маршантиевых она присутствует. Послойное строение оболочки спор мхов, печеночников и антоцеротовых, формирующейся под оболочкой материнской клетки спор, также различно. Если у мхов оболочка спор 3-слойная и состоит из интины, экзины и перины, то у печеночников и антоцеротовых перина не развивается и скульптура оболочки спор обусловлена структурой экзины. В свою очередь, структура экзины печеночников и антоцеротовых принципиально отлична: если у антоцеротовых она всегда образована 2 слоями — секзиной и некзиной, то у печеночников ее структура изменчива — у маршантиевых экзина образована некзиной, а у юнгерманниевых —

---

[10] Элатеры не развиваются у риччиевых (*Ricciales*) и сферокарповых (*Sphaerocarpales*) печеночников, а в роде *Corsinia*, *Corsiniaceae*, *Marchantiales* представлены мелкими округлыми клетками, выполняющими питательную функцию (Schuster, 1984a, 1992). У *Conocephalum japonicum*, *Marchantiales*, с крупными, прорастающими в коробочке спорами, их больше (Kitagawa, 1982). Данные отклонения определенно являются вторичными, возникшими в ходе эволюции печеночников.

обычно (кроме *Lophocolea*) секзиной и некзиной (Neidhart, 1979). В целом же данные о структуре экзины юнгерманниевых печеночников должны быть подтверждены на более обширном материале.

Показательно, что если у печеночников **спорофит на всех стадиях своего развития** остается скрытым под покровами гаметофита и трофически зависим от него, то у мхов и антоцеротовых он, как правило, активно фотосинтезирует и к моменту завершения спорогенеза является более или менее трофически независимым от гаметофита, как показали для мхов C. Wiencke и D. Schultz (1978).

Охарактеризованные выше различия печеночников, мхов и антоцеротовых от первого деления зиготы до созревания коробочки и тесно с ним связанного процесса созревания спор указывают на изначальную обособленность 3 групп мохообразных друг от друга. Сформировавшаяся спора дает начало гаметофиту. Возможности развития гаметофита из каждой споры тесно взаимосвязаны с ее жизнеспособностью и приспособлениями спорофита к распространению спор.

Споры печеночников, развивающиеся в одной коробочке, обычно более или менее одинаковы по размерам. У большинства листостебельных юнгерманниевых печеночников (класс *Jungermanniopsida*, подкласс *Jungermanniidae*, кроме порядков *Porellales* и *Pleuroziales*) и в роде *Marchantia* (класс *Marchantiopsida*) споры обычно мелкие и анемохорные,[11] 10—20(25) мкм в диам., у остальных же печеночников споры, как правило, крупнее — 30—90(200) мкм. Коробочки печеночников, как правило, вскрываются растрескиванием до основания на 4 створки, реже — другими способами. Механизм и способ вскрытия коробочки определяются типом и характером утолщения клеточных стенок коробочки, которые весьма разнообразны, а также степенью сформированности швов растрескивания.

Способы вскрытия коробочек юнгерманниевых (класс *Jungermanniopsida*) и маршантиевых (класс *Marchantiopsida*) печеночников различны. У подавляющего большинства юнгерманниевых (около 95 %) коробочка вскрывается 4 створками. Лишь в родах *Allisoniella*, *Eotrichocolea*, *Nardia* и *Prasanthus* швы растрескивания развиты слабо, а у видов родов сем. *Fossombroniaceae* отсутствуют вовсе, и в результате коробочка разрывается на неравные доли или распадается на неправильные отдельности. У *Phyllothallia nivicola* развиваются дополнительные швы и коробочка вскрывается 12—14 створками. В роде *Makinoa* коробочка вскрывается обычно 1 швом, у большинства паллавичиниевых (*Pallaviciniaceae*), как и у ряда видов рода *Haplomitrium* (класс *Haplomitriopsida*), развиваются только 2 шва, а у *Podomitrium*, *Gackstroemia* и *Cryptothallus* коробочка вскрывается 4 швами, но створки остаются сросшимися в более толстостенной верхней части. Иногда, как например у видов рода *Frullania*, швы проходят не до самого основания коробочки, а лишь до 2/3—3/4 длины. Обычно после вскрытия створки остаются прямыми, но у видов родов *Calypogeia*, *Plagiochila gigantea* и некоторых других они спирально закручиваются. У большинства маршантиевых печеночников коробочка либо разрывается от верхушки на неравные доли, либо вскрывается за счет отпадения верхней части — крышечки, которая в этом случае обычно 2-слойная. Лишь у *Lunularia* и *Blasia* коробочка вскрывается 4 швами, а у *Monoclea* — одним (Schuster, 1966, 1984a; Inoue, 1976; Потемкин, 1992).

Характер вскрытия коробочек печеночников обусловливает выпадение большей части спор из коробочки вблизи родительского растения и ограничивает таким образом возможности их распространения ветром. Для видов порядков *Porellales* и *Pleuroziales* подкласса *Jungermannidae* и некоторых других родов (*Blasia*, *Conocephalum*, *Pellia*) характерно эндоспорическое прорастание. В этом случае споры начинают прорастать, находясь в коробочке, и выпадают, будучи зелеными и многоклеточными (Schuster, 1966, 1984a).

---

[11] Споры до 25 мкм считаются наиболее легко переносимыми ветром (Mogensen, 1983; Zanten, Gradstein, 1988).

Споры мхов, развивающиеся в одной коробочке, в отличие от печеночников могут различаться по размерам и жизнеспособности (Ramsay, 1979; Mogensen, 1983). Величина спор мхов варьирует от 5 (*Dawsonia*) до 200 мкм (*Archidium*). Вскрытие **коробочки мхов** в большинстве случаев происходит крышечкой, под которой обычно располагается более или менее сложно устроенный перистом — система зубцов по краю коробочки, обеспечивающая постепенное высыпание спор в сухую погоду. Обособленное положение по характеру вскрытия коробочки и способам распространения спор занимают более примитивные такакиевые, андреевые, а также сфагновые мхи, рассматриваемые в современной литературе как классы отдела *Bryophyta* — *Takakiopsida*, *Andreaeopsida* и *Sphagnopsida.*[12] У сфагновых мхов после вскрытия коробочки крышечкой споры выбрасываются все сразу под давлением, возникающим в коробочке после закрытия устьиц и ее высыхания и, таким образом, способствуют заселению местообитания спороносящим растением. У андреевых коробочка вскрывается 4 или более швами, но створки остаются сросшимися на верхушке и сохраняют способность смыкаться при повышении влажности. Лишь в роде *Andreobryum*, выделяющемся из андреевых мхов в монотипный класс *Andereaeobryopsida*, в верхней части коробочки формируются перистомоподобные зубцы. У такакиевых же эллиптическая коробочка вскрывается единственным швом, проходящим от верхушки до основания. Степень вскрытия коробочки *Takakia* при этом может быть от незначительной до полной, варьирующей, по-видимому, в зависимости от влажности воздуха и степени зрелости спор (Higuchi, Zhang, 1998 : Figs 3, 5). Таким образом, такакиевые и большинство андреевых демонстрируют альтернативные механизмы рассеивания спор, обеспечивающие их порционное распространение. Споры мхов в целом характеризуются большей засухоустойчивостью и жизнеспособностью, чем споры печеночников. Косвенным доказательством этого является значительно большее число лавразиатских по своему происхождению видов мхов, чем печеночников, в Антарктике распространившихся, по-видимому, путем заноса (Ochyra, Váňa, 1989). **Формирование спор** у большинства **антоцеротовых** идет на протяжении жизни спорофита и они, по мере созревания высыпаются из коробочки. **Споры** в коробочке более или менее одинаковые по размерам. Они, как правило, крупные (40—100 мкм) и поэтому не анемохромные (кроме монотипного рода *Leiosporoceros* с мелкими спорами 19—21 × 9—14 × 7—11 мкм — Hässel de Menendez, 1986; Duff et al., 2004).

У печеночников, мхов и антоцеротовых нередки **случаи клейстокарпии**. При этом коробочки не вскрываются и споры, будучи в таких случаях крупными (до 200 мкм) и немногочисленными, освобождаются только после перегнивания стенки коробочки. Примером клейстокарпных печеночников может служить род *Riccia*, мхов — *Archidium*, антоцеротовых — *Notothylas.*

Характер распространения спор и развития протонемы у разных групп мохообразных определяет стратегию освоения свойственных им местообитаний.

У печеночников из споры образуется небольшая (до нескольких десятков клеток) шаровидная, овально-яйцевидная, лентовидная, редко нитчатая протонема, развивающаяся в одно растение. Сценарий развития антоцеротовых аналогичен, но протонема не бывает нитчатой (шаровидная или цилиндрическая).[13] У мхов же протонема в большинстве случаев нитчатая, реже (обычно у наскальных и сфагновых мхов) более или менее мясистая слоевищная, возникающая из короткой нитчатой (Nehira, 1983) или же у андреевых мхов — цилиндрическая (Murray, 1988). При этом у мхов протонема обычно разнонитчатая и состоит из хлоронемы, каулонемы и ризоидов. Зеленые фотосинтезирующие нити хлоронемы образуют коричневые нити каулонемы, дающие начало нескольким растениям (Nehira, 1983). Таким образом, значительное обилие большинства мхов определяется более эффективными возможностями клонирования из одной споры. Альтернативная стратегия печеночников — образование дернины посредством освобождения большей части спор около спороносящего растения и их прорастания и часто эффективного вегетативного размножения различными способами. Сходная стратегия заселения свойственных местообитаний наблюдается также у сфагновых мхов и других мохообразных, обитающих в скрытых от ветра нишах. Размножение антоцеротовых происходит в основном крупными спорами, выпадающими из коробочки близ спороносящего растения. Отсутствие у большинства видов специальных способов вегетативного размножения[14] и низкая конкурентоспособность обусловливают их редкость и обычно незначительное обилие.

---

[12] Последние 2 группы выделялись даже в самостоятельные отделы (Crum, 2001), что не нашло подтверждения молекулярных исследований (Shaw, Renzaglia, 2004).

Описанные выше различия в закономерностях протекания жизненного цикла, сравнительной морфологии на всех стадиях развития, симбиотических отношениях и особенностях метаболизма, а также стратегиях занятия доступных ниш печеночниками, мхами и антоцеротовыми находят отражение в **особенностях их экологического поведения и географического распространения.**

Наиболее конкурентоспособной среди мохообразных, широко распространенной и характеризующейся наибольшим обилием в большинстве сообществ группой являются мхи. Значительное обилие мхов представляется обусловленным, прежде всего, формированием из каждой споры протонемы, развивающей несколько побегов, и порционным распространением спор, связанным с их постепенным высвобождением при помощи перистома. Как отмечалось выше, споры мхов характеризуются более высокой засухоустойчивостью и жизнеспособностью, что расширяет их возможности распространения. Гаметофиты мхов часто более засухоустойчивы в связи с развитием механических и проводящих флоэмоподобных тканей, а также утолщений клеточных стенок листьев и аккумуляции в них полифенольных соединений. Кроме того, у мхов выработаны определенные метаболические пути, способствующие благоприятному переживанию экстремальных условий и увеличению термической устойчивости. Существенную роль для переживания засушливых условий играет и дернинный характер роста большинства мхов (Renzaglia et al., 2000). Мхи встречаются в широком спектре условий, значительно варьирующем как в отношении влажности, так и кислотности субстрата. Толерантность многих мхов к низким и высоким температурам обусловливает широкое распространение группы в большинстве растительных сообществ от полярных широт до экватора. Несмотря на это, мхи, как и остальные мохообразные, неспособны переносить высокую соленость морских вод. Лишь немногие виды мхов и печеночников произрастают в зоне прилива и/или на прибрежных скалах, регулярно увлажняемых солеными морскими водами.

---

[13] В связи с кратковременностью существования и трудностью наблюдения протонемы печеночников и антоцеротовых иногда указывается, что стадия протонемы у этих групп мохообразных не выражена (Игнатов, Игнатова, 2003). В целом же протонема у печеночников и антоцеротовых явно не столь долгоживущая, как у мхов.

[14] Обильное вегетативное размножение известно лишь у отдельных видов (*Anthoceros angustus*, *Phaeoceros gemmifer* и некоторых других).

Печеночники в отличие от мхов, несмотря на значительную широту ареала группы в целом, обычно характеризуются меньшим обилием в умеренных широтах. Это может быть объяснено отсутствием приспособлений к порционному распространению спор, формированием из каждой споры одного растения, а также приспособленностью большинства видов к условиям более или менее постоянного увлажнения и кислой до нейтральной реакции субстрата. Разнообразные способы вегетативного размножения в значительной степени способствуют расширению ареалов видов. Будучи, вероятно, «древнейшими на суше» высшими растениями, печеночники в большей степени, чем мхи, оказываются приуроченными к более или менее постоянно увлажненным «первичным субстратам» — скалам и обнаженной почве, где достигают наибольшего обилия. Вместе с тем они часто встречаются и нередко обильно развиваются на влажной гниющей древесине (особенно хвойных пород), а в тропических и субтропических широтах — эпифитно и эпифильно. Как и мхи, они распространены от полярных широт до экватора, хотя лишь некоторые приспособились к произрастанию в условиях переменного и недостаточного увлажнения субстрата.

Антоцеротовые, несмотря на порционное распространение спор, характеризуются наиболее слабыми возможностями для занятия различных ниш. Споры антоцеротовых обычно крупные (в среднем 40—100 мкм в диам.), что затрудняет их распространение ветром. Развитие из одной споры одного растения и приуроченность большинства видов к влажным обнаженным почвам и скалам ограничивают возможности широкого распространения и обусловливают в большинстве случаев невысокое обилие антоцеротовых. Представители этой группы известны только из тропических и умеренных широт.

Внешние проявления различий 3 групп мохообразных базируются на серьезных молекулярных, биохимических и, как следствие, физиологических различиях. Важнейшие из последних наряду с другими признаками приведены в таблице. Подробная характеристика и многочисленные библиографические ссылки по данному вопросу приводятся в работах I. Ahonen (2005) и R. E. Duff с соавт. (2004). Конец XX—начало XXI в. ознаменовались выходом многочисленных работ по **молекулярной систематике мохообразных**. Первые работы базировались на сравнении небольшого числа видов по последовательности одного гена (Bopp, Capesius, 1998; Samigullin et al., 2002). В последние годы появились возможности проведения сравнений, с одной стороны, по нескольким генам, а с другой — значительно большего числа видов, причем молекулярные характеристики групп стали анализироваться наряду с наиболее весомыми морфологическими признаками (ср.: Игнатов, Игнатова, 2003, 2004; Shaw, Renzaglia, 2004; Crandall-Stotler et al., 2005; Frye, Stech, 2005a, b; Heinrichs et al., 2005; Forrest, Crandall-Stotler, 2005; Stotler, Crandall-Stotler, 2005; He-Nygrén et al., 2006; Duff et al., 2007; Renzaglia et al., 2007). В результате в большинстве случаев были получены данные, свидетельствующие о монофилетическом происхождении каждой из 3 групп мохообразных, и охарактеризованы основные тенденции эволюции печеночников, мхов и антоцеротовых. Результаты этих исследований обобщены в ряде сходных классификаций, отличающихся в основном таксономическим статусом и порядком расположения отдельных групп, отражающих мнение авторов об их эволюции (Buck, Goffinet, 2000; Игнатов, Игнатова, 2003, 2004; Frye, Stech, 2005a, b; Heinrichs et al., 2005; Stotler, Crandall-Stotler, 2005; He-Nygrén et al., 2006; Glime, 2006).

Основные отличительные признаки печеночников, мхов и антоцеротовых

Признаки	Печеночники	Мхи	Антоцеротовые
Строение гаметофита	Листостебельное и слоевищное	Листостебельное	Слоевищное
Протонема	Слабо развита, образует 1 растение; стадия каулонемы не развита	Обычно хорошо развита; образует несколько растений на стадии каулонемы	Слабо развита, образует 1 растение; стадия каулонемы не развита
Защита точки роста	Слизевыми папиллами, ювенильными листьями, брюшными чешуями	Аксиллярными волосками, ювенильными листьями	Секрецией слизи
Ризоиды	1-клеточные, как исключение септированные на концах (*Schistochilaceae*), неветвящиеся на своем протяжении, иногда разветвленные на концах	Многоклеточные, слабо или интенсивно ветвящиеся на своем протяжении	1-клеточные, неветвящиеся на своем протяжении
Центральный пучок	Как правило, отсутствует	Часто развит	Отсутствует
Ветвление	Эндогенное интеркалярное с различным расположением ветвей, терминальное, экзогенное интеркалярное, с ветвями между соседними листьями (*Haplomitrium*)	Экзогенное интеркалярное, с ветвями, расположенными над пазухой нижележащего листа	Терминальное
Закладка листьев	В 3 рядах, под углом 120°, как исключение в 2 рядах (*Pleurozia*)	По спирали, под углом 137°	Отсутствует
Листорасположение	2- или 3-рядное у листостебельных форм	Спиральное, реже — 3-, 2- или 5-рядное	Отсутствует
Листья	Лопастные или цельные	Цельные	Отсутствуют
Жилка листа	Отсутствует	Часто развита	—
Пигментация клеточных стенок	Часто развита	Часто развита	Отсутствует
Утолщения клеточных стенок листьев или слоевищ	Угловые утолщения обычно развиты, клеточные стенки между ними обычно неутолщенные	Угловые утолщения более или менее нечеткие, клеточные стенки между ними обычно более или менее утолщенные	Угловые утолщения обычно отсутствуют, клеточные стенки между ними тонкие

Признаки	Печеночники	Мхи	Антоцеротовые
Клеточная сеть листа (слоевища)	Преимущественно однородная, из более или менее изодиаметрических клеток	Часто имеет разное строение в разных частях листа, часто с сильно удлиненными клетками	Преимущественно однородная, из более или менее изодиаметрических клеток
Масляные тела	Сложного строения, иногда отсутствуют у продвинутых групп	Отсутствуют или простого строения	Отсутствуют
Хлоропласты	Многочисленные, мелкие, без пиреноида	Многочисленные, мелкие, без пиреноида	Одиночные, крупные, часто с пиреноидом
Микориза	Часто развита	Отсутствует	Часто развита
Архегонии	С дифференцированными стенкой и короткой ножкой; не окружены парафизами; формируются непосредственно из эпидермальной клетки над поверхностью эпидермиса	С дифференцированными стенкой и длинной ножкой; окружены парафизами; формирование начинается с образования 2-рядного филамента, конечная клетка которого формирует собственно архегоний	Без дифференцированной стенки и ножки; погруженные, без парафиз; формируются непосредственно из эпидермальной клетки под поверхностью эпидермиса
Антеридии	Экзогенные	Экзогенные	Эндогенные
Сперматозоиды	Билатерально асимметричные, левозакрученные, с пластидой и задней митохондрией в конце клетки	Билатерально асимметричные, левозакрученные, с пластидой и задней митохондрией в средней части клетки	Билатерально симметричные правозакрученные
Основные хромосомные числа	9	11	5
Первое деление зиготы	Горизонтальное	Горизонтальное	Вертикальное
Развитие спорофита	Под покровами гаметофита, синхронное, без развития интеркалярной меристемы	В основном вне покровов гаметофита, асинхронное, обусловленное, как правило, развитием в ножке интеркалярной меристемы, откладывающей клетки, дифференцирующиеся акро- и базипетально до созревания спорофита	В основном вне покровов гаметофита, асинхронное, обусловленное развитием между стопой и коробочкой интеркалярной меристемы, обычно постоянно откладывающей клетки, дифференцирующиеся только акропетально

Ножка коробочки	Обычно развита: нежная, белесая, лишенная механических тканей, вытягивающаяся после созревания коробочки и завядающая после вскрытия коробочки	Обычно развита: более или менее жесткая и окрашенная, с механическими тканями, вытягивающаяся до созревания коробочки	Отсутствует
Коробочка	Простого строения, без колонки, устьиц и перистома, более или менее радиально симметричная	Сложного строения, с колонкой, часто устьицами и перистомом; более или менее радиально симметричная	Сложного строения, с колонкой и часто устьицами, но без перистома; более или менее билатерально симметричная
Формирование спор	До созревания коробочки	До созревания коробочки	Обычно на протяжении всей жизни спорофита
Послойное строение оболочки спор	Интина + экзина	Интина + экзина + перина	Интина + экзина
Стерильные клетки в коробочке	Элатеры	Колонка	Колонка и псевдоэлатеры
Число спор/(псевдо)элатер	≥4 : 1	Элатеры отсутствуют	≤1 : 1
Расположение спор и (псевдо)элатер	В более или менее вертикальных рядах	Ряды не выражены из-за отсутствия элатер	В более или менее горизонтальных рядах
Лунуляровая кислота	Присутствует	Отсутствует	Отсутствует
Абсцизовая кислота	Отсутствует или следы	Присутствует	Присутствует
Редактирование РНК в хлоропластах	Отсутствует	Происходит	Происходит
Заселяемые субстраты	С более или менее нейтральной до кислой, редко щелочной реакцией: почва, скалы, кора, древесина, живые листья	С кислой до щелочной реакцией: почва, скалы, кора, древесина, редко листья	С кислой до щелочной реакцией: нарушенные почвы, скалы и, как исключение, кора деревьев (*Dendroceros*)
Засухоустойчивость	Обычно слабая	Нередко значительная	Обычно слабая
Распространение	От полярных до тропических широт	От полярных до тропических широт	От тропических до умеренных широт

На основании вышеперечисленных работ по филогении и систематике мохообразных, основные пути эволюции печеночников, мхов и антоцеротовых можно охарактеризовать следующим образом. **Печеночники эволюционировали** от дорсивентрально уплощенного неизвестного слоевищного типа, к которому наиболее близки современные треубиевые (роды *Treubia*, *Apotreubia*), блазиевые (*Blasia*, *Cavicularia*), маршантиевые (порядки *Sphaerocarpales* и *Marchantiales*, включая род *Monoclea*) и пеллиевые (порядки *Pelliales* и *Fossombroniales* s. l.) печеночники. Подкласс метцгериевых (*Metzgeriidae*), включающий роды семейств *Aneuraceae*, *Metzgeriaceae* и *Vandiemiaceae*, представляется филогенетически близким листостебельным печеночникам порядка *Pleuroziales* (Crandall-Stotler et al., 2005; He-Nygrén et al., 2006). Возникновение листостебельных форм шло вслед и наряду со слоевищными. Это прежде всего обособленный род *Haplomitrium* (*Haplomitriopsida*) и юнгерманниевые печеночники (подкласс *Jungermanniidae*): порядки *Pleuroziales*, *Porellales* и *Jungermanniales*. При этом дорсивентрально уплощенные формы, по-видимому, дали начало трирадиально симметричным в ходе эволюции указанных групп. Эволюция маршантиевых печеночников (*Marchantiales*) шла от сложно устроенных форм к формам с редуцированным спорофитом (*Riccia*, *Oxymitra*).

Эволюция мхов происходила, по-видимому, от побегового предкового типа, подобного верхоплодным мхам, т. е. растущего ортотропно и развивающего спорофиты на верхушке стебля. На заре эволюции группы обособились такакиевые (*Takakiopsida*), сфагновые (*Sphagnopsida*), андреевые (*Andreaeopsida*) и андреобриумовые (*Andreaeobryopsida*) мхи, рассматриваемые как обособленные классы. Направление эволюции крупнейшей группы бриевых мхов (*Bryopsida*) отражено в следующем перечне порядков, в последовательности, данной М. С. Игнатовым и Е. А. Игнатовой (2003, 2004): *Polytrichales*, *Tetraphidales*, *Buxbaumiales*, *Diphysciales*, *Funariales*, *Disceliales*, *Catascopiales*, *Timmiales*, *Encalyptales*, *Dicranales*, *Archidales*, *Grimmiales*, *Orthotrichales*, *Splachnales*, *Bryales*, *Hedwigiales*, *Hypnales*. Как показал D. H. Vitt (1984 : 714—716), в различных систематических группах бриевых мхов наблюдается развитие бокоплодности, т. е. стелющейся формы роста, характеризующейся более или менее упорядоченным ветвлением и формированием спорофитов на укороченных боковых ветвях. Обособление процесса роста от процесса формирования гинецеев в ходе развития бокоплодности, по мнению D. H. Vitt, явилось решающим шагом при освоении мхами напочвенного покрова и конкуренции с сосудистыми растениями, а также при освоении эпифитных местообитаний.

Закономерности **эволюции** и вопросы классификации **антоцеротовых** еще недостаточно ясны. Простое строение гаметофита антоцеротовых предполагает их возникновение от слоевищного предкового типа. Охарактеризованные выше особенности строения гаметофита, сперматозоидов и спорофита антоцеротовых резко обособляют группу от остальных мохообразных. На основании данных последних исследований (Duff et al., 2004; Frye, Stech, 2005b; Stotler, Crandall-Stotler, 2005; Stotler et al., 2005; Duff et al., 2007) антоцеротовые подразделяются на 2 класса: класс *Leiosporocerotopsida*, с монотипным родом *Leiosporoceros*, и класс *Anthocerotopsida*, включающий остальные 12 родов группы, классифицирующиеся в следующем порядке: порядок *Anthocerotales*, сем. *Anthocerotaceae* (*Anthoceros*, *Folioceros*, *Sphaerosporoceros*), порядок *Notothyladales*, сем. *Notothyladaceae* (*Notothylas*, *Phaeoceros*, *Hattorioceros*, *Mesoceros*), порядок *Phymatocerales*, сем. *Phymatocerotaceae* (*Phymatoceros*), сем. *Dendrocerotaceae* (*Nothoceros*, *Dendroceros*, *Megaceros*, *Phaeomegaceros*).

Охарактеризованные выше отличия (см. таблицу) и пути эволюции печеночников, мхов и антоцеротовых указывают на монофилетичность каждой из групп. Различие плана строения гаметофита и спорофита и их анатомо-морфологических, цитологических и биохимических характеристик предполагают происхождение печеночников, мхов и антоцеротовых от разных предковых типов, возникших в разное время от зеленых водорослей. Данные факты свидетельствуют о том, что печеночники, мхи и антоцеротовые представляют собой альтернативные пути гаметофитного направления эволюции высших растений, которые целесообразно рассматривать в ранге отделов: *Marchantiophyta*, *Bryophyta*, *Anthocerotophyta*.

Благодарности

Выражаю глубокую признательность Р. В. Камелину, А. Е. Васильеву, О. М. Афониной, С. Г. Жилину и А. И. Максимову за внимательное прочтение последних вариантов работы и важные советы по ее подготовке. Глубоко благодарен В. М. Котковой за чтение первых вариантов статьи и ценные советы.

Исследование частично поддержано проектом «Печеночники и антоцеротовые России» программы фундаментальных исследований президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 07-04-00325а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Савич-Любицкая Л. И. Тип *Bryopsida.* Мохообразные / Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. М., 1963. С. 344—414.

Абрамов И. И., Абрамова А. Л. Класс антоцеротовые, или антоцеротопсиды (*Anthocerotopsida*). Жизнь растений / Под ред. И. В. Грушвицкого и С. Г. Жилина. М., 1978а. Т. 4. С. 56—59.

Абрамов И. И., Абрамова А. Л. Класс печеночники, или печеночные мхи (*Marchantiopsida* или *Hepaticopsida*). Жизнь растений / Под ред. И. В. Грушвицкого и С. Г. Жилина. М., 1978б. Т. 4. С. 60—75.

Абрамов И. И., Абрамова А. Л. Класс листостебельные мхи, или мхи, или бриопсиды (*Bryopsida*, или *Musci*). Жизнь растений / Под ред. И. В. Грушвицкого и С. Г. Жилина. М., 1978в. Т. 4. С. 75—96.

Абрамова А. Л., Ладыженская К. И., Савич-Любицкая Л. И. Флора споровых растений СССР. Т. 3. Листостебельные мхи (2). Андреевые и бриевые (тетрафисовые, политриховые, буксбаумиевые, шистостеговые) мхи. М.; Л., 1954. 332 с.

Арнаутова Е. М. Гаметофиты гомоспорангиатных папоротников. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2006. 38 с.

Бардунов Л. В. Древнейшие на суше. Новосибирск, 1984. 160 с.

Биологический энциклопедический словарь / Под ред. М. С. Гилярова. М., 1986. 831 с.

Бенешова В. Фитохимия печеночных мхов *Marchantiopsida* (*Hepaticopsida*). Сообщение 1. Характерные метаболиты печеночных мхов, их биологическая роль и систематическое значение // Раст. рес. 1985. Т. 21. Вып. 3. С. 375—385.

Горожанкин И. Н. Лекции по морфологии и систематике архегониальных растений I. *Bryophyta.* Печеночники и мхи. М., 1897. 125 с. + 3 табл. рис.

Заплатин П. И. Происхождение и эволюция высших споровых растений. Пенза, 2003. 163 с.

Зеров Д. К. Проблема происхождения архегониатных растений // Сов. бот. 1945. Т. 13. № 1. С. 3—13.

Зеров Д. К. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев, 1972. 316 с.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части Европейской России. *Sphagnaceae—Hedwigiaceae.* М., 2003. Т. 1. С. 1—608.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части Европейской России. *Fontinaliaceae—Amblystegiaceae.* М., 2004. Т. 2. С. 609—944.

Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова РАН. СПб., 1993. Вып. 9. 120 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс), принятый Шестнадцатым Междунар. бот. конгр. Сент-Луис, Миссури, июль—август 1999 г. Пер. с англ. СПб., 2001. 210 с.

Мейер К. И. Морфология и систематика высших растений. Архегониальные растения. М., 1947. Ч. 1. 328 с.

Мейер К. И. К вопросу о происхождении архегониальных растений // Уч. зап. Моск. гос. ун-та. 1948. Вып. 129. Тр. Бот. сада. Кн. 6. С. 35—39.

Мошкова Н. А., Голлербах М. М. Зеленые водоросли. Класс Улотриксовые (1) // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л., 1986. Вып. 10(1). 360 с.

Потемкин А. Д. Бесхлорофилльный микотрофный печеночник *Cryptothallus mirabilis* (*Aneuraceae*, *Hepaticae*) под Ленинградом // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 1. С. 78—83.

Рейвн П., Эверт Р., Айхорн С. Современная ботаника (пер. с англ.). М., 1990. Т. 1. 348 с.

Рыковский Г. Ф. Проблема эволюции мохообразных как особой группы высших растений // Купревичские чтения III. Минск, 2001. С. 50—102.

Савич Л. И., Ладыженская К. И. Определитель печеночных мхов Севера европейской части СССР. М.; Л., 1936. 310 с.

Седова Т. В. Основы цитологии водорослей. Л., 1977. 172 с.

Седова Т. В. Кариология водорослей. СПб., 1996. 386 с.

Тахтаджян А. Л. Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных. М.; Л., 1956. 488 с.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи. Морфология, филогения, классификация. Л., 1975. 148 с.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР, вып. 1. Антоцеротовые; Печеночники: Гапломитриевые—Мецгериевые. Л., 1976. 92 с.

Ahonen I. Introduction / Evolutionary relationships of liverworts with a special focus on the order *Porellales* and the family *Lejeuneaceae*. Academic dissertation. Helsinki, 2005. P. 7—47.

Arnell S. Illustrated Moss Flora of Fennoscandia. I. *Hepaticae*. Lund, 1956. P. 1—308.

Bell P. R., Hemsley A. R. Green plants: their origin and diversity. 2nd ed. Cambridge, 2000. 349 p.

Bold H. C. Some aspects of the classification of the Plant Kingdom // Assoc. Southeastern Biol. Bull., 3. 1956. P. 1—5 (цит. по: Parihar, 1961).

Bold H. C. Morphology of plants. New York, 1957. 669 p.

Bopp M., Capesius I. A molecular approach to bryophyte systematics / J. W. Bates, N. W. Ashton, J. G. Duckett, eds. Bryology for the twenty-first century: Leeds, 1998. P. 79—88.

Buch H., Evans A. W., Verdoorn Fr. A preliminary check list of the *Hepaticae* of Europe and America (North of Mexico) // Ann. Bryol. 1938. Vol. 10. P. 3—8.

Buck W. R., Goffinet B. Morphology and classification of mosses / A. J. Shaw, B. Goffinet (eds). Bryophyte biology. Cambridge, 2000. P. 71—123.

Campbell D. H. The structure and development of mosses and ferns. 3rd ed. New York, 1918 (цит. по: Parihar, 1961).

Campbell D. H. The evolution of land plants (*Embryophyta*). California, 1940 (цит. по: Parihar, 1961).

Carafa A., Duckett J. G., Ligrone R. Subterranean gametophytic axes in primitive liverwort *Haplomitrium* harbour a unique type of endophytic association with aseptate fungi // New Phytol. 2003. Vol. 160. P. 185—197.

Cooke T. J., Poli D., Cohen J. D. Did auxin play a crucial role in the evolution of novel body plans during the Late Silurian Early Devonian radiation of land plants? // A. Hemsley, I. Poole (eds). The Evolution of plant physiology. Academic Press. 2003. P. 85—107 (цит. по: Ahonen, 2005).

Crandall B. J. Morphology and development of branches in the leafy *Hepaticae* // Beih. Nova Hedwigia. 1969. Vol. 30. P. 1—161.

Crandall-Stotler B. Musci, hepatics and anthocerotes — an essay on analogues // R. M. Schuster (ed.). New Manual of Bryology. Nichinan, 1984. Vol. 2. P. 1093—1129.

Crandall-Stotler B. Morphogenesis, developmental anatomy and bryophyte phylogenetics: contradictions of monophyly // J. Bryology. 1986. Vol. 14. N 1. P. 1—23.

Crandall-Stotler B. J., Forrest L. L., Stotler R. E. Evolutionary trends in the simple thalloid liverworts (*Marchantiophyta*, *Jungermanniopsida* subclass *Metzgeriidae*) // Taxon, 2005. Vol. 54. N 2. P. 299—316.

Crum H. Structural diversity of bryophytes. Ann. Arbor, 2001. 380 p.

Delpino. Applicatione di nuovi criterii per la classificatione delle piante // Mem. Acad. Bologna, 1888. P. 235 (цит. по: Schuster, 1984b).

De-Toni J. B. Sylloge Algarum. Sylloge Chlorophycearum. Patavii, 1889. Vol. 1. Sect. 1. P. 1—592.

Doweld A. Prosyllabus Tracheophytorum, tentamen systematis plantarum vascularium (*Tracheophyta*). Moscow, 2001. I-LXXX+110 p.

Duckett J. G., Renzaglia K. S., Pell K. A light and electron microscope study of rhizoid-ascomycete associations and flagelliform axes of British hepatics with observations on the effects of the fungi on host mor-

phology, and comparisons with mycorrhizae in the *Ericaceae* // New Phytol. 1991. Vol. 118. P. 233—257 (цит. по: Renzaglia et al., 2000)

Duff R. J., Cargill D. C., Villarreal J. C., Renzaglia K. S. Phylogenetic relationships of the hornworts based on *rbcl* sequence data: novel relationships and new insights // Molecular Systematics of Bryophytes / Ed. by B. Goffinet et al. Monographs in systematic botany from the Missouri Bot. Gard. 2004. Vol. 98. P. 41—58.

Duff R. J., Villarreal J. C., Cargill D. C., Renzaglia K. S. Progress and challenges toward developing a phylogeny and classification of hornworts // Bryologist. 2007. Vol. 110. N 2. P. 214—243.

Forrest L. L., Crandall-Stotler B. Progress towards a robust phylogeny for the liverworts, with particular focus on the simple thalloids // J. Hattori Bot. Lab. 2005. N 97. P. 127—159.

Frye W., Stech M. A morpho-molecular classification of the liverworts (*Hepaticophytina*, *Bryophyta*) // Nowa Hedwigia. 2005a. 81(1—2). P. 55—78.

Frye W., Stech M. A morpho-molecular classification of the *Anthocerotophyta* (hornworts) // Nowa Hedwigia. 2005b. 80(3—4). P. 541—545.

Glime J. M. Bryophyte ecology // 2006 http://www.bryoecol.mtu.edu/

Glossarium polyglottum bryologiae. A multilingual glossary for byology / R. E. Magill (ed.). St. Louis, 1990. 297 p.

Hasegawa J. Notes on Samoan species of *Dendroceros* // Misc. Bryol. et Lichen. 1983. Vol. 9. P. 97—100.

Hässel de Menendez G. G. *Leiosporoceros* Hässel n. gen. and *Leiosporocerotaceae* Hässel n. fam. of *Anthocerotopsida* // J. Bryol. 1986. Vol. 14. P. 255—259.

Hébant Ch. The conducting tissues of bryophytes. // Bryophyt. Bibl. 1977. Bd 10. 157 p. + 80 plts.

Heinrichs J., Gradstein S. R., Wilson R. M., Schneider H. Towards a natural classification of liverworts (*Marchantiophyta*) based on the chloroplast gene *rbc*L // Cryptogamie, Bryologie. 2005. Vol. 26(2). P. 131—150.

He-Nygrén X., Ahonen I., Juslen A. et al. Phylogeny of liverworts — beyond a leaf and a thallus // Molecular Systematics of Bryophytes // Ed. by B. Goffinet et al. Monographs in systematic botany from the Missouri Bot. Gard. 2004. Vol. 98. P. 87—118.

He-Nygrén X., Juslen A., Ahonen I. et al. Illuminating the evolutionary history of liverworts (*Marchantiophyta*) — towards a natural classification // Cladistics. 2006. 22. P. 1—31.

Higuchi M., D.-Ch. Zhang. Sporophytes of *Takakia ceratophylla* found in China // J. Hattori Bot. Lab. 1998. N 84. P. 57—69.

Howe M. A. The *Hepaticae* and *Anthocerotes* of California // Mem. Torrey Bot. Club. 1899. 7. P. 1—208.

Inoue H. Illustrations of Japanese *Hepaticae — 2.* Tokyo, 1976. i-viii + 193 p.

Kenrik P., Crane P. R. The origin and early evolution of plants on land // Nature. 1997. Vol. 389. P. 33—39.

Kitagawa N. The spiral thickening of elaters in bryophytes is sinistrorse (left-handed) // Misc. Bryol. et Lichenol. 1980. Vol. 8(9). P. 188—190.

Kitagawa N. A study of *Conocephalum supradecompositum*, *Marchantiales*, *Hepaticae* // Acta Phytotax. Geobot. 1982. Vol. 33. P. 179—189.

Koponen T. Generic revision of *Mniaceae* Mitt. (*Bryophyta*) // Ann. Bot. Fenn. 1968. Vol. 5. P. 117—151.

Leitgeb H. Unterschungen Über die Lebermoose. Leuscher et Lubensky, Graz. 1874—1881. Vol. 1—6. (1 vol. 82 p., 2 vol. 95 p., 3 vol. 144 p., 4 vol. 101 p., 5 vol. 60 p., 6 vol. 158 p.).

Margolin P. R. Ordovician Period // Microsoft Encarta Reference Library. 2002.

Mishler B. D., Churchill S. P. A cladistic approach to the phylogeny of the «bryophytes» // Brittonia. 1984. Vol. 36. P. 406—424.

Mogensen G. The spore // R. M. Schuster (ed.). New Manual of Bryology. Nichinan, 1983. Vol. 1. P. 325—342.

Murray B. M. Systematics of the *Andreopsida* (*Bryophyta*): two orders with links to *Takakia* // Beiheft Nova Hedwigia. 1988. Vol. 90. P. 289—336.

Nebel M., Kerier H.-P., Preussing M. et al. Symbiotic fungal associations of liverworts are the possible ancestors of mycorrhizae // R. Agerer, M. Piepenbring, P. Blanz (eds). Frontiers in Basidiomycote Mycology. IHW-Verlag, 2004. P. 339—360.

Nehira K. Spore germination, protonema development and sporeling development // R. M. Schuster (ed.). New Manual of Bryology. Nichinan, 1983. Vol. 1. P. 343—385.

Neidhart H. V. Comparative studies of sporogenesis of bryophytes // Bryophyte systematics. Syst. Ass. Spec. Vol. G. C. Clarke, J. G. Duckett (eds). London; New York, 1979. Vol. 14. P. 251—280.

Ochyra R., Váňa J. The hepatics of King George Island, South Shetland Islands, Antarctica, with particular reference to the Admiralty Bay region // Polish Polar Res. 1989. Vol. 10(2). P. 183—210.

Östendorp C. The bryophytes of the Paleozoic and the Mesozoic // Bryophyt. Bibl. 1987. Bd 34. 112 p. + 49 plts.

Palmer J. D., *Soltis D. E.*, *Chase M. W.* The plant tree of life: an overview and some points of view // Amer. J. Botany. 2004. Vol. 91. N 10. P. 1437—1445.

Parihar N. S. An introduction to *Embryophyta.* Vol. 1. *Bryophyta.* 4th revised edition. Allahabad, 1961. 338 p.

Pringsheim N. Über die Befruchtung und Keimung der Algen und d. Wessen des Zeugungsaktes, m. col. Kupfertaf. Berlin, 1855 (цит. по: Зеров, 1945 и De-Toni, 1889).

Ramsay H. P. Anisospory and sexual dimorphism in the *Musci* // G. C. Clarke, J. G. Duckett (eds). Bryophyte systematics. Syst. Ass. Spec. Vol. London; New York, 1979. Vol. 14. P. 281—316.

Read D. J., *Duckett J. G.*, *Francis R.* et al. Symbiotic fungal associations in «lower» land plants // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 2000. Vol. 355. P. 815—831.

Renzaglia K. S., *Duff R. J.*, *Neckrent D. L.*, *Garbary D. J.* Vegetative and reproductive innovations of early land plants: implications for a unified phylogeny // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 2000. Vol. 355. P. 769—793.

Renzaglia K. S., *Schuette S.*, *Duff R. J.* et al. Bryophyte phylogeny: Advancing the molecular and morphological frontiers // Bryologist. 2007. Vol. 110. N 2. P. 179—213.

Samigullin T. Kh., *Yatsentyuk S. P.*, *Degtyareva G. V.* et al. Paraphyly of bryophytes and close relationships of hornworts and vascular plants inferred from chloroplast *rDNA* spacers sequence analysis // Arctoa. 2002. Vol. 11. P. 31—44.

Schimper W. P. Palaeophytologie / K. A. Zittel. Handbuch der Palaeontologie. Abt. 2. 1879. Leif. 1. S. 1—152.

Schimper W. P. Palaeophytologie / K. A. Zittel. Handbuch der Palaeontologie. Abt. 2. 1890. 960 S.

Schofield W. B. Introduction to bryology. New York; London, 1985. 431 p.

Schofield W. B., *Hébant Ch.* The morphology and anatomy of the moss gametophore // R. M. Schuster (ed.). New Manual of Bryology. Nichinan, 1984. Vol. 2. P. 627—657.

Schreirer D. C. Anatomical studies in the *Polytrichaceae*. II. Histochemical observations on thickened lateral walls of hydroids of *Dendroligotrichum* // Bryologist. 1975. Vol. 78. P. 113—123.

Schuster R. M. Boreal Hepaticae, a manual of the liverworts of Minnesota and adjacent regions // Amer. Midl. Nat. 1953. Vol. 49. N 2. P. I—V, 257—684.

Schuster R. M. Annotated key to the orders, families and generea of *Hepaticae* of America North of Mexico // Bryologist. 1958. Vol. 61. P. 1—66.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian. New York, London. 1966. Vol. 1. xvii + 802 p.

Schuster R. M. Comparative anatomy and morphology of the *Hepaticae* // R. M. Schuster (ed.) New Manual of Bryology. Nichinan, 1984a. Vol. 2. P. 762—891.

Schuster R. M. Evolution, phylogeny and classification of the *Hepaticae* // R. M. Schuster (ed.) New Manual of Bryology. Nichinan, 1984b. Vol. 2. P. 892—1070.

Schuster R. M. Evolution, phylogeny and classification of the *Anthocerotae* // R. M. Schuster (ed.). New Manual of Bryology. Nichinan, 1984c. Vol. 2. P. 1071—1093.

Schuster R. M. The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America east of the hundredth meridian. Chicago, 1992. Vol. 6. xvii + 937 p.

Shaw J., *Renzaglia K.* Phylogeny and diversification of bryophytes // Amer. J. Botany. 2004. Vol. 91. N 10. P. 1557—1581.

Smith D. K., *Davison P. G.* Antheridia and sporophytes in *Takakia ceratophylla* (Mitt.) Grolle: evidence for reclassification among the mosses // J. Hattori Bot. Lab. 1993. N 73. P. 263—271.

Smith G. M. Cryptogamic botany. Bryophytes and pteridophytes. New York; Toronto; London, 1955. Vol. 2. 399 p.

Stotler R. E., *Crandall-Stotler B.* A check list of the liverworts and hornworts of North America // Bryologist. 1977. Vol. 80. P. 405—428.

Stotler R. E., *Crandall-Stotler B.* A revised classification of the *Anthocerotophyta* and a check list of the hornworts of North America, North of Mexico // Bryologist. 2005. Vol. 108. N 1. P. 16—26.

Stotler R. E., *Doyle W. T.*, *Crandall-Stotler B. J.* *Phymatoceros* Stotler, W. T. Doyle & Crand.-Stotl., gen. nov. (*Anthocerotophyta*) // Phytologia. 2005. Vol. 87(2). P. 114—115.

Suire C. A comparative, transmission-electron microscopic study on the formation of oil bodies in liverworts // J. Hattori Bot. Lab. 2000. N 89. P. 209—232.

Takhtajan A. L. Phylogenetic principles of the system of higher plants // Bot. Rev. 1953. Vol. 19. P. 1—45.

Taylor T. N., *Kerp H.*, *Hass H.* Life history biology of early land plants: Deciphering the gametophyte phase // Proc. Natnl. Acad. Sci. USA. 2005. Vol. 102(16). P. 5892—5897.

Verdoorn Fr. Classification of Hepatics // Manual of Bryology. Hague, 1932. P. 413—422.

Vitt D. H. Classification of the *Bryopsida* // R. M. Schuster (ed.). New Manual of Bryology. Nichinan, 1984. Vol. 2. P. 696—759.

Wellman Ch. H., Gray J. The microfossil record of early land plants // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 2000. Vol. 355. P. 717—732.

Wettstein R. von. Handbuch der Systematischen Botanik. II. Franz Deuticke, Lepzig and Wien, 1903—1908. S. 1—577.

Wiencke C., Schultz D. The development of transfer cells in the gaustorium of the *Funaria hygrometrica* sporophyte // Bryophyt. Bibl. 1978. Bd 13. P. 147—167 (цит. по: Crandall-Stotler, 1984).

Yoshikawa H., Ichiki Y., Sakakibara K. et al. The biological and structural similarity between lunularic acid and abscisic acid // Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry. 2002. Vol. 66. P. 840—846 (цит. по: Ahonen, 2005).

Zanten B. O. van, Gradstein S. R. Experimental dispersal geography of Neotropical liverworts // Beih. Nova Hedwigia. 1988. Heft 90. P. 41—94.

SUMMARY

The paper deals with problem of origin of the land plants, their gametophyte trend of evolution particularly. On the basis of comparison of known distinctive characters of liverworts, mosses and hornworts through all stages of their life cycle, peculiarities of their ecology, geographical distribution and biochemical organization as well as recent data of molecular studies it is proposed, that they evolved from different ancestral types having different time of origin from green algae. On these bases liverworts, mosses and hornworts are considered as alternative ways of gametophyte trend of evolution of the land plants distinguished as divisions *Marchantiophyta*, *Bryophyta*, and *Anthocerotophyta*, respectively. Problems of taxonomic segregation of bryophytes are considered in historical aspect.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 + 581.9

© С. И. Генкал,[1] И. С. Трифонова[2]

МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ *BACILLARIOPHYTA* РЕКИ НАРВЫ И НАРВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (СЕВЕРО-ЗАПАД РОССИИ). 2. *PENNATOPHYCEAE*

S. I. GENKAL, I. S. TRIFONOVA. MATERIALS ON THE FLORA OF *BACILLARIOPHYTA* IN THE NARVA RIVER AND THE NARVA RESERVOIR (NORTH-WESTERN RUSSIA). 2. *PENNATOPHYCEAE*

[1] Институт биологии внутренних вод РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru
[2] Институт озероведения РАН
196105 С.-Петербург, ул. Севастьянова, 9
E-mail: itrifonova@mail.ru
Поступила 23.01.2006
Окончательный вариант получен 21.02.2007

Приведены результаты электронно-микроскопического изучения представителей *Pennatophyceae* из фитопланктона р. Нарвы и Нарвского водохранилища. Обнаружено более 80 видов и внутривидовых таксонов из 22 родов, в том числе 43 новых для исследованных водоемов и 3 новых для флоры России (*Hippodonta geocollegarum*, *Nitzchia flexa*, *N.* cf. *flexoides*).

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Pennatophyceae*, видовой состав, р. Нарва, Нарвское водохранилище, дополнения к флоре.

Статья является второй в серии работ, посвященных электронно-микроскопическому исследованию диатомовых в фитопланктоне р. Нарвы и Нарвского водохранилища. Первая публикация посвящена центрическим диатомовым. Было выявлено 22 таксона из 6 родов, в том числе 11 новых для флоры исследованных водоемов и 1 для Северо-Запада России.

Цель настоящего исследования — выявление видового состава пеннатных диатомовых р. Нарвы и Нарвского водохранилища с помощью электронной микроскопии.

Материал и методика

Материалом послужили количественные пробы фитопланктона, собранные в июне и августе 2003 г. в верхнем и нижнем течении р. Нарвы, в верхнем бьефе Нарвского водохранилища. Освобождение клеток водорослей от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали в СЭМ (JSM-25 S).

Результаты и их обсуждение

При исследовании материала обнаружили 81 таксон пеннатных диатомовых видового и внутривидового ранга, при этом 38 видов, разновидностей и форм были известны для исследованных водоемов ранее (Белоголовая, Богданова, 1962; Давыдова, 1985): *Achnanthes clevei* Grunow, *A. clevei* var. *rostrata* Hustedt, *A. lanceolata* (Brebisson) Grunow, *A. lanceolata* subsp. *rostrata* (Oestrup) Lange-Bertalot, *Amphora pediculus* (Kützing) Grunow, *Anomoeoneis vitrea* (Grunow) Ross, *Asterionella formosa* Hassal, *Cocconeis placentula* Ehrenberg, *C. placentula* var. *euglypta* (Ehrenberg) Grunow, *C. placentula* var. *lineata* (Ehrenberg) V. Heurck, *C. pseudothumensis* Krammer, *Cymatopleura solea* (Brébisson) W. Smith, *Cymbella silesiaca* Bleisch, *C. sinuata* Gregory, *Epithemia sorex* Kützing, *Fragilaria brevistriata* Grunow, *F. construens* f. *venter* (Ehrenberg) Hustedt, *F. crotonensis*, *F. pinnata* Ehrenberg, *F. ulna* (Nitzch) Lange-Bertalot var. *ulna*, *F. ulna* var. *acus* (Kützing) Lange-Bertalot, *Gomphonema olivaceum* (Hornemann) Brébisson, *G. parvulum* (Kützing) Kützing, *Gyrosigma attenuatum* (Kützing) Rabenhorst, *Navicula amphibola* var. *crientalis* (I. Kiss) Zabelina, *N. clementis* Grunow, *N. cryptocephala* Kützing, *Navicula* cf. *jentzschii* Grunow, *Navicula* cf. *pseudanglica* Lange-Bertalot, *N. pupula* Kützing, *N. radiosa* Kützing, *N. tripunctata* (O. Müller) Bory, *Nitzschia* cf. *bacillum* Hustedt, *N. dissipata* (Kützing) Grunow, *N. recta* Hantzsch, *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing, *Surirella brebissonii* Krammer et Lange-Bertalot, *Pinnularia* cf. *microstauron* (Ehrenberg) Cleve, *Rhoicosphenia abbreviata* (C. Agardh) Lange-Bertalot. Для впервые обнаруженных 43 таксонов приводятся краткое описание и оригинальные микрофотографии.

Achnanthes laevis var. *diluviana* (Hustedt) Lange-Bertalot (табл. I, *1*). Створка 13.2 мкм дл., 7 мкм шир., штрихов 40 в 10 мкм.

Редкий для России вид, известны находки в водоемах архипелага Новая Земля (Генкал, Вехов, 2004).

A. lanceolata var. *dubia* Grunow (табл. I, *2*). Створка 12.7 мкм дл., 4.9 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм.

A. minutissima Kützing var. *minutissima* (табл. I, *3*). Створки 8—10.9 мкм дл., 2.4—2.9 мкм шир., штрихов 28—30 в 10 мкм.

A. minutissima var. *jackii* (Rabenhorst) Lange-Bertalot (табл. I, *4*). Створки 11.7—13.2 мкм дл., 2.6—2.9 мкм шир., штрихов 35—40 в 10 мкм.

Редкий для России вид, отмечен в Чебоксарском водохранилище (Корнева, Генкал, 2000).

Achnanthes cf. *oblongella* Oestrup (табл. I, *5*). Створка 7.8 мкм дл., 4.6 мкм шир., штрихов 20 в 10 мкм.

Редкий для России вид, обнаружен в Нижней Оби.

Achnanthes sp. (табл. I, *6*, *7*). Створки 8—9.1 мкм дл., 4.2—4.9 мкм шир., штрихов 12—13 в 10 мкм.

Amphora sp. (табл. I, *8*). Створка 27 мкм дл., 7.1 мкм шир., штрихов 16 в 10 мкм.

Amphora inariensis Krammer (табл. I, *9*). Створка 21.4 мкм дл., 6.4 мкм шир., штрихов 14 в 10 мкм.

Cymbella lanceolata (Agardh) Agardh (табл. I, *10*). Створка 141 мкм дл., 29.5 мкм шир., штрихов 11 в 10 мкм.

C. parva (W. Smith) Kirchner (табл. II, *1*). Створка 18 мкм дл., 7.2 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм, ареол в 10 мкм ряда 30.

Diatoma renue Agardh (табл. II, *2*). Створки 29.3—37.8 мкм дл., 2.8—3.1 мкм шир., штрихов 19 в 10 мкм.

Diatoma vulgaris Bory (табл. II, *3*). Створка 44.4 мкм дл., 11 мкм шир., ребер 9 в 10 мкм.

Diploneis cf. *puella* (Schumann) Cleve (табл. II, *4*). Створка 17.2 мкм дл., 12.2 мкм шир., штрихов 13 в 10 мкм.

(?)*Diploneis* sp. (табл. IV, *13*). Створка 11.7 мкм дл., 6.4 мкм шир., штрихов 26 в 10 мкм.

Eunotia cf. *pectinalis* (Dillwyn) Rabenhorst (табл. II, *5*). Створка 6.6 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм.

Eunotia sp. (табл. II, *6*). Створка 52 мкм дл., 14.4 мкм шир., штрихов 10 в 10 мкм.

Fragilaria bidens Heiberg (табл. II, *7*, *8*). Створки 25—26.4 мкм дл., 2.8—3.6 мкм шир., штрихов 18—20 в 10 мкм.

F. capucina var. *perminuta* (Grunow) Lange-Bertalot (табл. II, *9*). Створка 18 мкм дл., 3.1 мкм шир., штрихов 22 в 10 мкм.

F. capucina var. *rumpens* (Kützing) Lange-Bertalot (табл. II, *10*, *11*). Створки 15.3—24.5 мкм дл., 2.3—2.7 мкм шир., штрихов 19—20 в 10 мкм.

F. tenera (W. Smith) Lange-Bertalot (табл. II, *12*). Створка 35.7 мкм дл., 2.5 мкм шир., штрихов 21 в 10 мкм.

Fragilaria cf. *ungeriana* Grunow (табл. II, *13*). Створка 31 мкм дл., 4.5 мкм шир., штрихов 15 в 10 мкм.

Редкий для России вид, известны находки в водоемах г. Соликамска (Порецкий, 1924) и бассейна р. Оки (Савельева-Долгова, 1925).

Fragilaria sp. 1 (табл. II, *14*). Створка 16.8 мкм дл., 4 мкм шир., штрихов 19 в 10 мкм.

Fragilaria sp. 2 (табл. II, *15*). Створка 6.4 мкм дл., 3.8 мкм шир., штрихов 14 в 10 мкм.

Fragilaria sp. 3 (табл. III, *1*, *2*). Створки 10.8—12.6 мкм дл., 4.7—5.3 мкм шир., штрихов 12—14 в 10 мкм.

Geissleria acceptata (Hustedt) Lange-Bertalot et Metzeltin (табл. III, *3*). Створка 9.1 мкм дл., 3.2 мкм шир., штрихов 16 в 10 мкм, ареол в10 мкм 90.

Редкий для России вид, под названием *Navicula ignota* var. *acceptata* (Hustedt) Lange-Bertalot, приводится для европейского Северо-Востока (Лосева и др., 2004).

Gomphonema clavatum Ehrenberg (табл. III, *4*). Створка 32 мкм дл., 6.4 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм.

G. minutum (Agardh) Agardh (табл. III, *5*). Створка 24.3 мкм дл., 8.6 мкм шир., штрихов 10 в 10 мкм.

G. olivaceum var. *minutissimum* Hustedt (табл. III, *6*). Створка 25 мкм дл., 4.3 мкм шир., штрихов 1 в 10 мкм.

Gomphonema cf. *pumilum* (Grunow) Reichardt et Lange-Bertalot (табл. III, *7*). Створка 19 мкм дл., 3.8 мкм шир., штрихов 14 в 10 мкм.

Редкий для России вид, зафиксирован в Чебоксарском водохранилище.

Hippodonta geocollegarum Lange-Bertalot, Metzeltin et Witkowski (табл. III, *8*). Створка 20 мкм дл., 4.5 мкм шир., штрихов 8 в 10 мкм.

Новый для флоры России, известны находки из ископаемых пресноводных отложений Балтийского моря и современные из Бельгии (Lange-Bertalot, 2001).

Navicula antonii Lange-Bertalot (табл. III, *9*, *10*). Створки 18.1—24 мкм дл., 5.9—8.5 мкм шир., штрихов 10—16 в 10 мкм, ареол в 10 мкм 35—45.

N. capitaradiata Germain (табл. III, *11*). Створка 37 мкм дл., 7.8 мкм шир., штрихов 14 в 10 мкм.

N. pseudolanceolata Lange-Bertalot (табл. III, *12*). Створки 30.7—44.4 мкм дл., 7.7—9.2 мкм шир., штрихов 10—12 в 10 мкм, ареол в 10 мкм 23—25.

N. upsaliensis (Grunow) Peragallo (табл. III, *13*, *14*). Створки 21.8—22.7 мкм дл., 9—9.5 мкм шир., штрихов 12 в 10 мкм, ареол в 10 мкм 32—35.

Редкий для России вид, зафиксирован в водоемах европейского Северо-Востока (Лосева и др., 2004), Рыбинском и Волгоградском водохранилищах (Корнева, Генкал, 2000).

Navicula sp. 1 (табл. IV, *1*). Створка 10 мкм дл., 4.4 мкм шир., штрихов 20 в 10 мкм.

Navicula sp. 2 (табл. IV, *2*). Створка 15 мкм дл., 6.8 мкм шир., штрихов 28 в 10 мкм.

Navicula sp. 3 (табл. IV, *4*). Створка 15 мкм дл., 7.7 мкм шир., штрихов 11 в 10 мкм.

Neidium binodis (Ehrenberg) Hustedt (табл. IV, *3*). Створка 27 мкм дл., 8.6 мкм шир., штрихов 28 в 10 мкм.

Nitzschia flexa Schumann (табл. IV, *5*, *6*). Створка 95.5 мкм дл., 3.8 мкм шир., фибул 10 в 10 мкм, штрихов 50 в 10 мкм.

Новый для флоры России вид.

Nitzschia cf. *flexoides* Geitler (табл. IV, *7*, *8*). Створка 67 мкм дл., 3.8 мкм шир., фибул 16 в 10 мкм, штрихов 40 в 10 мкм.

Новый для флоры России.

N. marginulata Grunow (табл. IV, *9*). Створка 100 мкм дл., 17.8 мкм шир., штрихов 18 в 10 мкм.

N. vermicularis (Kützing) Hantzsch (табл. IV, *10*, *11*). Створки 75.5—106 мкм дл., 4.4—6.5 мкм шир., фибул 8—14 в 10 мкм, штрихов 28—35 в 10 мкм.

Pinnularia brevicostata Cleve (табл. IV, *12*). Створка 84.4 мкм дл., 12.2 мкм шир., штрихов 10 в 10 мкм.

Н. Н. Давыдова (1985) приводит для Псковско-Чудского озера более 200 таксонов пеннатных диатомовых водорослей из 29 родов: *Achnanthes*, *Asterionella*, *Amphiprora*, *Amphora*, *Caloneis*, *Cymatopleura*, *Cymbella*, *Diatoma*, *Diploneis*, *Epithemia*, *Eucocconeis*, *Fragilaria*, *Gomphonema*, *Gyrosigma*, *Hantzschia*, *Navicula*, *Neidium*, *Nitzschia*, *Opephora*, *Pinnularia*, *Rhoicosphenia*, *Rhopalodia*, *Stauroneis*, *Surirella*, *Stauroneis*, *Synedra*, *Tabellaria*. Нами в планктоне р. Нарвы и Нарвского водохранилища зафиксированы представители 20 родов. При этом из 43 новых для этих водоемов 11 встречаются в Онежском и Ладожском озерах: *Achnanthes minutussima*, *Cymbella lanceolata*, *Diatoma tenue*, *D. vulgaris*, *Eunotia pectinalis*, *Fragilaria bidens*, *F. capicina* var. *rumpens*, *Gomphonema clavatum*, *Navicula upsaliensis*, *Pinnularia brevicostata*, 6 являются редкими для флоры России и 3 — новыми для флоры России.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49330).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—91.

Белоголовая Л. А., *Богданова Л. С.* Гидробиологическая характеристика нижнего бьефа р. Нарвы в связи с зарегулированием ее стока // Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1962. Вып. 48. С. 126—152.

Генкал С. И., *Вехов Н. В.* Новые данные о флоре *Bacillariophyta* водоемов архипелага Новая земля и о. Вайгач // Биол. внутр. вод. 2004. № 2. С. 3—10.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли-индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985. 243 с.

Корнева Л. Г., Генкал С. И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль, 2000. С. 5—113.

Лосева Э. И., Стенина А. С., Марченко-Вагапова Т. И. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2004. 160 с.

Порецкий В. С. Диатомовые соленых и солоноватых водоемов г. Соликамска Пермской губ. // Тр. Ленинградского общ. естеств. XLVII—LIII, 3, 1917—1923. Ленинград, 1924. С. 108—148.

Савельева-Долгова Ф. Я. Материалы к изучению флоры диатомовых в водоемах бассейна р. Оки Муромского края // Работы Окской биологической станции. Муром, 1925. III. 2—3. С. 28—47.

Lange-Bertalot H. *Navicula* sensu stricto, 10 genera separated from *Navicula* sensu stricto, *Frustula* // Diatoms of Europe. 2001. 526 p.

SUMMARY

The results of electrone-microscopic study of phytoplankton in the Narva River and the Narva Reservoir are presented. More than 80 taxa of diatom algae of the class *Pennatophyceae* belonging to 22 genera were discovered, including 43 ones new to the flora of the investigated waterbodies, and 3 new to Russia (*Hippodonta geocollegarum*, *Nitzschia flexa*, *Nitzschia* cf. *flexoides*).

УДК 582.26 : 581.4

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 11

© И. В. Стоник, Т. Ю. Орлова

ВИДЫ РОДА *PSEUDO-NITZSCHIA* (*BACILLARIOPHYTA*), ДОМИНИРУЮЩИЕ В ЛЕТНЕ-ОСЕННЕМ ПЛАНКТОНЕ В ЗАЛИВЕ АНИВА (ОХОТСКОЕ МОРЕ)

I. V. STONIK, T. Yu. ORLOVA. *PSEUDO-NITZSCHIA* (*BACILLARIOPHYTA*) SPECIES DOMINATING IN SUMMER-AUTUMN PLANKTON IN THE ANIVA BAY (THE SEA OF OKHOTSK)

Институт биологии моря ДВО РАН
690041 Владивосток, ул. Пальчевского, 17
Факс (4232) 310900
Тел. (4232) 317107
E-mail: innast@imb.dvo.ru
Поступила 22.12.2006

Приводятся сведения о 3 видах рода *Pseudo-nitzschia* (*P. americana*, *P. calliantha* и *P. multiseries*), доминирующих в летне-осеннем планктоне залива Анива Охотского моря. Максимальная концентрация *P. calliantha* (около 600 тыс. кл/л) отмечена в августе 2001 г. в период летнего «цветения» фитопланктона. В период осеннего «цветения» в ноябре 2002 г. в планктоне доминировали *P. americana* и *P. multiseries* с максимумами плотности около 500 и 50 тыс. кл/л соответственно. Для каждого вида даны морфологические описания по результатам световой и электронной микроскопии, приведены данные об экологии. Впервые для Охотского моря указан вид *P. calliantha*.

Ключевые слова: *Pseudo-nitzschia*, виды, морфология, Охотское море.

Род *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo in H. et M. Peragallo объединяет около 20 морских планктонных видов, широко распространенных в неритических и океанических водах всех биогеографических зон. Они привлекают внимание исследователей как продуценты домоиковой кислоты — нейротоксина, который передается по пищевым цепям, вызывая отравления людей (амнезическое отравление моллюсками), а также массовую гибель морских животных (Subba Rao et al., 1988; Bates et al., 1989; Martin et al., 1990).

Данные о видовом составе фитопланктона залива Анива и сопредельных вод Охотского моря — высокопродуктивных районов шельфа о-ва Сахалин, важных в промысловом отношении, — приводятся в ряде отечественных и зарубежных публикаций (Marukawa, 1921; Киселев, 1947; Кузьмина, 1962; Рура, 1985; Колганова, 1980). До недавнего времени сведения о представителях рода *Pseudo-nitzschia* из Охотского моря ограничивались указаниями на нахождение *Nitzschia seriata* Cleve (Смирнова, 1959; Кузьмина, 1962; Рура, 1985). Этот вид рассматривался как широко распространенный, развивающийся в заметном количестве в летне-осенний период. В результате многолетних исследований фитопланктона, проведенных в конце прошлого столетия у охотоморского побережья о-ва Сахалин, в том числе и в заливе Анива, было отмечено 5 видов *Pseudo-nitzschia* — *P. multiseries* (Hasle) Hasle, *P. americana* (Hasle) G. A. Fryxell in Hasle, *P. pungens* (Grunow ex Cleve) Hasle, *P. fraudulenta* (Cleve) Hasle и *P.* cf. *pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle (Орлова, Стоник, 2001; Орлова и др., 2004). Из них 3 последних найдены в заливе Анива (Орлова и др., 2004). Начиная с 2001 г. в заливе Анива отмечаются случаи «цветения» воды, вызванные массовым развитием видов этого рода. Однако специальные исследования, посвященные изучению морфологии доминирующих видов фитопланктона из этого района, не проводились.

Цель работы — получение данных по морфологии и экологии видов рода *Pseudo-nitzschia*, вызывающих «цветение» воды в заливе Анива Охотского моря.

Материал и методика

Материалом для работы послужили сборы фитопланктона, выполненные в апреле, июне, августе, октябре и ноябре 2001 г. и в январе, апреле, июне, августе и ноябре 2002 г. на станциях 1 и 2 в заливе Анива Охотского моря (46°32′ с. ш., 142°26′ в. д. и 46°02′ с. ш., 142°13′ в. д. соответственно).

Батометрические пробы объемом 1 л отбирали с горизонтов 0.5, 10 и 23 м с помощью системы Rossette, входящей в состав океанографического измерительного зонда ICTD FSI. Пробы фиксировали раствором Утермеля и концентрировали методом осаждения. Численность клеток подсчитывали в счетных камерах объемами 0.05 и 1 мл (Федоров, 1979). Доминирующим считали вид, плотность которого составляла не менее 10 % от общей плотности всех видов в сообществе.

Идентификацию видов проводили с помощью светового микроскопа (СМ) Olympus BX 40, трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) JEM-100 и сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) Carl Zeiss, Leo 430. Для изучения материала с помощью ТЭМ каплю отмытой пробы наносили на бленды с формваром и высушивали на воздухе. Подготовку препаратов для СЭМ проводили по методике, описанной ранее (Орлова, 1988). В работе использована терминология, принятая для диатомовых водорослей (Anonymous, 1975; Ross et al., 1979; Mann, 1981; Round et al., 1990).

Результаты и обсуждение

Из пяти зарегистрированных нами случаев «цветения» воды в заливе Анива два были вызваны массовым развитием видов рода *Pseudo-nitzschia*. Летнее «цветение» в августе 2001 г. было вызвано массовым развитием *P. calliantha*. В период осеннего «цветения» в ноябре 2002 г. в планктоне доминировали *P. americana* и *P. multiseries*. Ниже приводим описания этих видов.

Pseudo-nitzschia americana (Hasle) G. A. Fryxell in Hasle (табл. I, *1*—*4*) Lundholm et al., 2002: 483, figs 1—20.

Basionym: *Nitzschia americana* Hasle, 1964

Hasle, 1964: 41, pl. 1, fig. 4, pl. 14, figs 13—19, pl. 15, figs 7—10.

Клетки одиночные 2.2—3.9 мкм шир., 22—44 мкм дл. (см. рисунок, *1*). В небольших количествах обнаружены крупные клетки 51—68 мкм дл. Два крупных хлоропласта расположены близ центра створки. Створки линейные или линейно-ланцентные, симметричные, с широко закругленными концами (см. рисунок, *2*).

Фибулы сильно окремненные, хорошо различимы под СМ, 19—22 в 10 мкм. Поперечные штрихи располагаются параллельно трансапикальной оси почти на всем протяжении створки, 24—32 в 10 мкм. На полюсах створки штрихи располагаются почти параллельно ее апикальной оси. У некоторых экземпляров в средней части створки отмечено слияние соседних интерштрихов у основания фибул. Структура штриха створки представлена 2—3 рядами пороидов, 9—12 в 1 мкм (см. рисунок, *3*). Центральный узелок отсутствует.

Поясок с тремя ободками, различающимися структурой (см. рисунок, *4*). Штрихи вальвокопулы прямоугольные, 40—46 в 10 мкм, их структура представлена 1—2 рядами пороидов по их ширине и 2 рядами пороидов по длине. Структура штрихов второго пояскового ободка представлена 1—2 рядами пороидов по ширине штриха и 1 рядом пороидов по его длине. Штрихи третьего пояскового ободка отсутствуют.

Экология. Одиночные клетки *P. americana* отмечены как в планктоне, так и в прикрепленном состоянии на щетинках диатомовых рода *Chaetoceros* Ehrenberg. Вид найден в планктоне с апреля по ноябрь, его плотность варьировала от 480 кл/л до 540 тыс. кл/л с максимумом в ноябре. Наблюдали межгодовую изменчивость обилия *P. americana* в период осеннего пика плотности этого вида. В ноябре 2001 г. концентрация была относительно низкой (30—65 тыс. кл/л). Наиболее интенсивное увеличение плотности отмечено в ноябре 2002 г. (120—540 тыс. кл/л или 10—30 % от общей плотности фитопланктона). Максимальная плотность зарегистрирована в кутовой части залива на станции 1 на глубине 10 м при температуре воды 9.2 °С и солености 31.5 ‰.

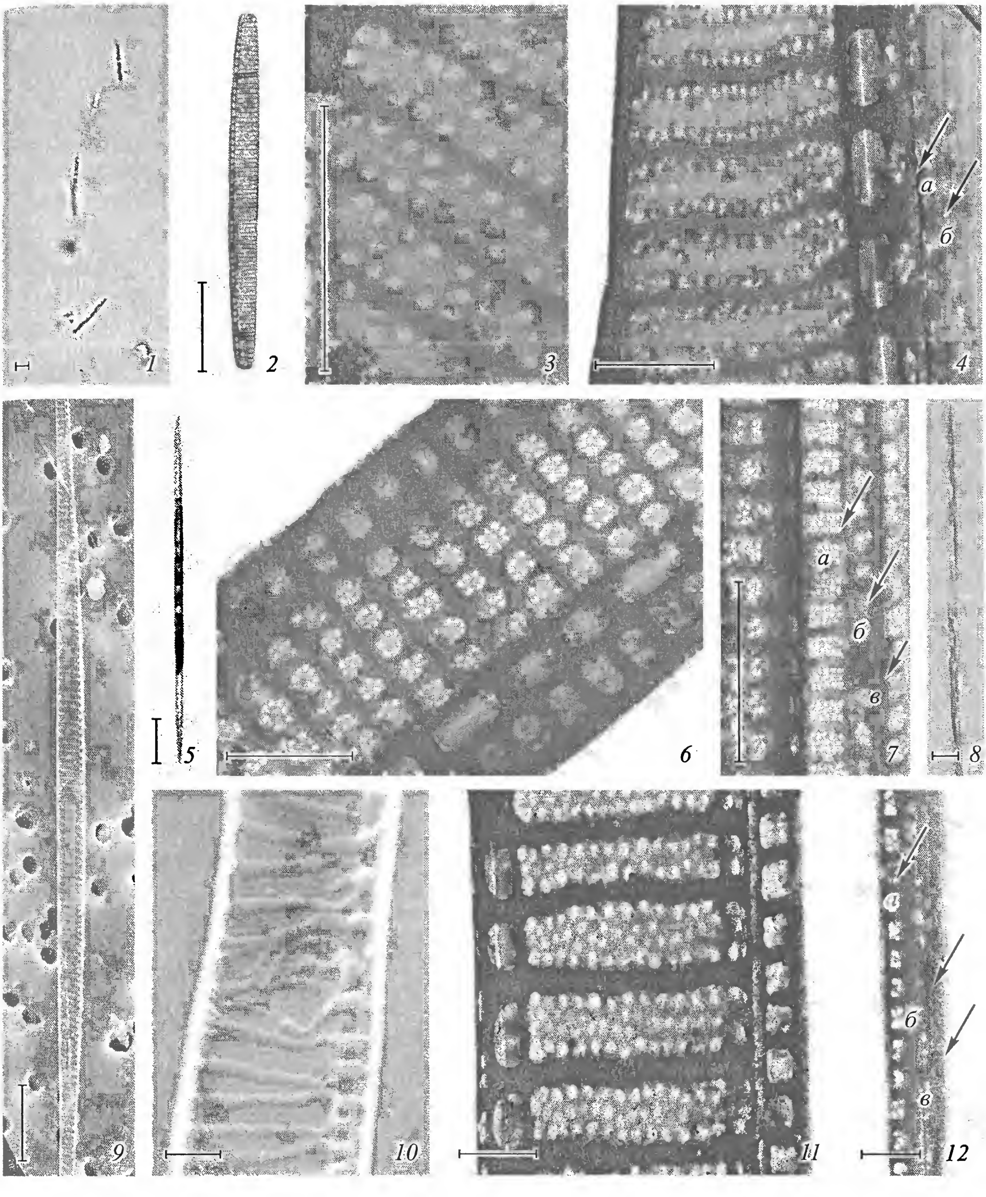
Примечание. Морфология створки *P. americana* из залива Анива соответствует литературным описаниям. Однако структура штрихов вальвокопулы у экземпляров, обнаруженных нами, отличалась от приводимой другими авторами (Lundholm et al., 2002). Вероятно, число рядов пороидов на вальвокопуле является довольно изменчивым признаком у этого вида.

Pseudo-nitzschia calliantha Lundholm, Moestrup et Hasle (табл. I, *5*—*7*) Lundholm et al., 2003: 801, fig. 2 A—G.

Клетки 1.6—1.8 мкм шир., 42—96 мкм дл. соединены короткими участками концов створок в прямые цепочки. Два хлоропласта расположены близ центра створки. Створки линейные, с почти параллельными краями, симметричные, резко сужающиеся в направлении заостренных концов (см. рисунок, *5*).

Число штрихов (36—39 в 10 мкм) превышает число фибул (20—22 в 10 мкм). Структура штриха из одного ряда прямоугольных или округлых пороидов, 5—6 пороидов в 1 мкм. Пороиды замкнуты велумом, разделенным на 6—10 секторов (см. рисунок, *6*). Структура загиба створки сходна со структурой на лицевой части створки. Имеется центральный узелок.

Поясок с тремя ободками с неперфорированными краями. Структура штрихов вальвокопулы представлена 2—3 рядами пороидов по ширине штриха и варьирую-



Виды рода *Pseudo-nitzschia* (*Bacillariophyta*) из залива Анива Охотского моря.

1—4 — *P. americana*, *5—7* — *P. calliantha*, *8—12* — *P. multiseries*. *1* — одиночные клетки, прикрепленные к щетинкам *Chaetoceros*; *2* — створка, структура из поперечных штрихов и фибул; *3* — фрагмент створки со структурой штрихов из двух-трех рядов пороидов; *4* — фрагмент створки, загиба створки и поясковых ободков (*а*, *б* — стрелки); *5* — общий вид створки линейной формы; *6* — створки, пороиды замкнуты велумом, разделенным на 6—10 секторов; *7* — фрагмент загиба створки и поясковых ободков (*а—в* — стрелки), вальвокопула с 4—5 рядами пороидов по длине штриха и 2—3 рядами пороидов по ширине штриха; *8* — фрагмент колонии, клетки с двумя хлоропластами близ центра створки; *9* — фрагмент створки ланцетной формы; *10* — фрагмент аберрантной створки с искривленными штрихами и фибулами; *11* — фрагмент створки и вальвокопулы, структура штрихов створки из 3—4 рядов пороидов; *12* — фрагмент поясковых ободков, число рядов пороидов снижается в абвальварном направлении (*а—в* — стрелки); *а* — вальвокопула; *б* — второй поясковый ободок; *в* — третий поясковый ободок. *1*, *5*, *8* — СМ; *2—4*, *6*, *7*, *11*, *12* — ТЭМ; *9*, *10* — СЭМ. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *5*, *8*, *9* — 10; *3*, *4*, *6*, *7*, *10—12* — 1.

щим числом рядов пороидов по его длине (см. рисунок, *7*). Число рядов пороидов на поясковых ободках снижается в абвальварном направлении.

Экология. Вид был найден в планктоне на протяжении всего периода исследования (с января по ноябрь) при плотности 300 кл/л—612 тыс. кл/л с максимумом летом. Максимальная концентрация (75 % от общей плотности фитопланктона) отмечена у юго-восточного побережья залива на станции 2 в августе на глубине 10 м при температуре воды 10.8 °С и солености 33 ‰.

Примечание. Морфология панциря *P. calliantha* из залива Анива соответствует оригинальному описанию (Lundholm et al., 2003). Вид впервые указывается для Охотского моря. В результате недавнего исследования изменчивости видов комплекса *P. pseudodelicatissima*/*cuspidata*, проведенного N. Lundholm с коллегами (Lundholm et al., 2003), были идентифицированы 4 вида: *P. pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle emend. Lundholm, Hasle et Moestrup, *P. cuspidata* (Hasle) Hasle emend. Lundholm, Moestrup et Hasle, *P. calliantha* и *P. caciantha* Lundholm, Moestrup et Hasle. Найденные в дальневосточных морях России виды этого комплекса указывались нами ранее под названием *P. pseudodelicatissima* sensu Hasle (1965) (Орлова, Стоник, 2001). Анализ данных, полученных ранее с помощью ТЭМ, указывает на нахождение в прибрежных водах Японского и Охотского морей двух видов этого комплекса: *P. caciantha* (Орлова, Стоник, 2001: табл. II, *4*) и *P. calliantha* (Орлова, Стоник, 2001: табл. II, *5*). Изучение материала из залива Анива показало, что осенью 2002 г. в планктоне доминировал вид *P. calliantha*. По морфологическим признакам *P. calliantha* очень близок к *P. pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle emend. Lundholm, Hasle et Moestrup, но отличается от него структурой велума пороидов, который у *P. calliantha* разделен на 6—10 векторов, а у *P. pseudodelicatissima* — на 2 сектора.

Pseudo-nitzschia multiseries (Hasle) Hasle (табл. I, *8—12*) Hasle et al., 1996: 140, figs 2, 7—9, 38—44.

Клетки 3.4—5 мкм шир., 72—114 мкм выс. соединены короткими участками концов створок в длинные прямые подвижные цепочки. Два крупных хлоропласта расположены близ центра створки (см. рисунок, *8*). Створки ланцетные, симметричные, постепенно сужающиеся в направлении заостренных концов (см. рисунок, *9*).

Фибулы совпадают с поперечными штрихами, 11—18 в 10 мкм. Структура штриха створки представлена 3—5 рядами мелких пороидов, 6—7 пороидов в 1 мкм (см. рисунок, *10*, *11*). Пороиды, расположенные ближе к интерштрихам, крупнее, чем остальные пороиды створки. Центральный узелок отсутствует. Поясок с тремя ободками, различающимися структурой (см. рисунок, *12*). Вальвокопула с многочисленными штрихами, 21—23 в 10 мкм. Структура штрихов вальвокопулы представлена 2—3 рядами пороидов по ширине штриха и 3—4 рядами пороидов по его длине. Структура штрихов второго и третьего поясковых ободков представлена 1—2 рядами пороидов. У некоторых экземпляров штрихи второго и третьего поясковых ободков отсутствуют.

Экология. Вид найден в планктоне с августа по ноябрь при плотности 312 кл/л—50 тыс. кл/л. Массовое развитие этого вида сопутствовало осеннему «цветению» *P. americana* в ноябре 2002 г. Наиболее высокие его концентрации (35—50 тыс. кл/л или 6—10 % от от общей плотности фитопланктона) зарегистрированы в кутовой части залива на станции 1 в ноябре на глубине 10 и 23 м при температуре воды 9.2—9.4 °С и солености 31.5 ‰.

Примечание. Число фибул и поперечных штрихов у некоторых экземпляров *P. multiseries* из залива Анива (11—18) больше приводимых в литературе (Hasle et al., 1996). В осеннем планктоне залива Анива обнаружены клетки с аберрантными створками, несущими искривленные штрихи и фибулы. У некоторых экземпляров в средней части створки наблюдалось слияние соседних интерштрихов у основания искривленных и утолщенных фибул (см. рисунок, *10*). Формирование аберрантных клеток известно для многих видов рода *Pseudo-nitzschia* и объясняется, как правило, влиянием неблагоприятных условий, например изменением условий питания (Takano, Kikuchi, 1985; Takano, 1993). Однако это явление, обычно наблюдаемое в культурах, редко встречается в природной среде (Bates, 1998). Отмеченные различия морфологических и морфометрических характеристик створок у найденных нами экземпляров по сравнению с приведенными в литературе позволяют сделать предположение о существовании в заливе Анива локальной популяции вида. Для решения этого вопроса необходимы специальные исследования морфологической изменчивости различных популяций *P. multiseries* из прибрежных вод дальневосточных морей.

Рассмотренные в работе виды являются космополитами, вызывающими «цветение» воды в морях тропических и умеренных широт северного и южного полушарий (Hasle, 2002; Lundholm et al., 2002, 2003). Сведения о распространении *P. calliantha* в Тихом океане немногочисленны: известны его находки в прибрежных водах Австралии, Вьетнаме, Чили и у северо-восточного побережья Канады (Martin et al., 1990; Lundholm et al., 2003). Эти данные могут быть дополнены нахождениями *P. calliantha* у побережья о-ва Сахалин (в заливе Анива).

Из 3 видов, доминирующих в фитопланктоне залива Анива, 2 (*P. calliantha* и *P. multiseries*) известны как потенциально токсичные. Так, для *P. calliantha* показана токсичность как в культурах, изолированных из прибрежных вод Дании (Lundholm et al., 2003), так и в природных условиях в период его «цветения» у берегов Канады (Martin et al., 1990). Установлена токсичность *P. multiseries* в природных условиях и в культуре для клонов, изолированных из проб фитопланктона, собранных у восточного побережья Канады, у западного побережья США и у берегов Японии (Bates et al., 1989; Villac et al., 1993; Kotaki et al., 1999). Эти данные свидетельствуют о том, что помимо залива Петра Великого Японского моря, где о случаях «цветения» воды, вызванных видами *Pseudo-nitzschia*, было известно и ранее (Orlova et al., 1996; Стоник и др., 2001), зоной потенциальной опасности амнезического отравления моллюсками (ASP) является также акватория залива Анива в Охотском море, где отмечены высокие концентрации видов рода *Pseudo-nitzschia*. В связи с этим необходимо проведение в заливе Анива постоянного мониторинга фитопланктона, контролирующего появление и развитие потенциально токсичных видов, а также мониторинга содержания домоиковой кислоты в тканях двустворчатых моллюсков. Несомненно, постоянный мониторинг фитопланктона и применение электронной микроскопии, необходимой для достоверной идентификации видов, существенно расширят наши представления о видовом составе *Pseudo-nitzschia* из залива Анива Охотского моря.

Благодарности

Авторы глубоко признательны Г. А. Кантакову и И. Ю. Брагиной (Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, г. Южно-Сахалинск) за предоставленные пробы фитопланктона, а также данные по температуре и солености воды.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48649), грантов ДВО РАН (проекты № 06-I-П16-057 и № 06-I-П11-034), гранта ДВО-РФФИ (проект № 06-04-96034) и гранта Фонда содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Киселев И. А. Фитопланктон дальневосточных морей как показатель некоторых особенностей их гидрологического режима // Тр. ГОИН. 1947. Вып. 1. № 13. С. 189—212.

Колганова Т. Н. Сезонное распределение фитопланктона в лагуне Буссе (залив Анива) // Распределение и рациональное использование водных зоoресурсов Сахалина и Курильских островов. Владивосток, 1980. С. 3—7.

Кузьмина А. И. Фитопланктон Курильских проливов как показатель различных водных масс // Исследования дальневосточных морей СССР. 1962. Вып. 8. С. 6—90.

Орлова Т. Ю. К вопросу о формировании апертуры у представителей рода *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 988--990.

Орлова Т. Ю., *Стоник И. В.* Виды *Pseudo-nitzschia* (*Bacillariophyta*) из дальневосточных морей России // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 4. С. 47—52.

Орлова Т. Ю., *Селина М. С.*, *Стоник И. В.* Видовой состав фитопланктона прибрежных вод острова Сахалин // Биол. моря. 2004. Т. 30. № 2. С. 96—104.

Рура А. Д. Фитопланктон прибрежных вод южного Сахалина // Исслед. фауны морей. 1985. Т. 30. С. 69--71.

Смирнова Л. И. Фитопланктон Охотского моря и Прикурильского района // Тр. ИО АН СССР. 1959. Т. 30. С. 3—51.

Стоник И. В., *Орлова Т. Ю.*, *Шевченко О. Г.* Морфология и экология видов рода *Pseudo-nitzschia* из залива Петра Великого // Биол. моря. 2001. Т. 27. № 6. С. 416—420.

Федоров В. Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М., 1979. 168 с.

Anonymous. Proposals for a standardization of diatom terminology and diagnoses // Nova Hedwigia. 1975. Beih. 53. P. 323—354.

Bates S., *Bird C.*, *de Freitas A.* et al. Pennate diatom *Nitzschia pungens* as primary source of domoic acid, a toxin in schellfish from eastern Prince Edward Island, Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. Vol. 46. N 7. P. 1203—1215.

Bates S. S. Ecophysiology and metabolism of ASP toxin production / Ed. by D. M. Anderson, A. D. Cembella, G. M. Hallegraeff. Physiology ecology of harmful algal blooms. Heidelberg, 1998. P. 406—426.

Hasle G. R., *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. I. Some marine species of the groups *Nitzschiella* and *Lanceolatae* // Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo, I. Matematisk-Naturvidenskapelige Klasse. 1964. Ny Serie 16. P. 1—48.

Hasle G. R., *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes II. The group *Pseudo-nitzschia* // Skrifter utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo, I. Matematisk-Naturvidenskapelige Klasse. 1965. Ny Serie 18. P. 1—45.

Hasle G. R. Are most of the domoic acid-producing species of the diatom genus *Pseudo-nitzschia* cosmopolites? // Harmful algae. 2002. Vol. 1. N 2. P. 137—146.

Hasle G. R., *Lange C.*, *Syvertsen E.* A review of *Pseudo-nitzschia*, with specieal reference to the Skagerrak, North Atlantic, and adjacent waters // Helgoländer Meeresuntersuchungen. 1996. Vol. 50. P. 131—175.

Kotaki Y., *Koike K.*, *Sato S.* et al. Confirmation of domoic acid production of *Pseudo-nitzschia multiseries* isolated from Ofunato Bay, Japan // Toxicon. 1999. Vol. 37. P. 677—682.

Lundholm N., *Hasle G. R.*, *Fryxell G. A.*, *Hargraves P.* Morphology, phylogeny and taxonomy of species within the *Pseudo-nitzschia americana* complex (*Bacillariophycea*) with description of two new species, *Pseudo-nitzschia brasiliana* and *Pseudo-nitzschia linea* // Phycologia. 2002. Vol. 41. P. 480—497.

Lundholm N., *Moestrup Ø.*, *Hasle G. R.*, *Hoef-Emden K. A.* A study of the *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima/P. cuspidata* complex (*Bacillariophyceae*): what is *P. pseudodelicatissima*? // J. Phycol. 2003. Vol. 39. P. 797—813.

Mann D. G. Sieves and flaps: siliceous minutiae in the pores of raphid diatoms / Ed. by R. Ross. Proc. Sixth Symposium on Recent and Fossil Diatom Symposium. Königstein, 1981. P. 279—300.

Martin J., *Haya K.*, *Burridge L.*, *Wildish D.* *Nitzschia pseudodelicatissima* — a source of domoic acid in the Bay of Fundy, eastern Canada // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1990. Vol. 67. N 2. P. 177—182.

Marukawa H. Plankton list and some species of Copepoda from the northern waters of Japan // Bull. Inst. Oceanogr. 1921. N 384. P. 1—5.

Orlova T. Yu., *Zhukova N. V.*, *Stonik I. V.* Bloom-forming diatom *Pseudonitzschia pungens* in Amurskii Bay (the Sea of Japan): morphology, ecology and biochemistry / Ed. by T. Yasumoto, Y. Oshima, Y. Fukuyo. Harmful and toxic algal blooms. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, Paris, 1996. P. 147—150.

Ross R., *Cox E. J.*, *Karayeva N. I.* et al. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell // Nova Hedwigia. 1979. Beih. 64. P. 513—533.

Round F. E., *Crawford R. M.*, *Mann D. G.* The diatoms. Biology and morphology of genera. Cambridge, 1990. 747 p.

Subba Rao D. V., *Quilliam M. A.*, *Pocklington R.* Domoic acid — a neurotoxic amino acid produced by the marine diatom *Nitzschia pungens* in culture // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. Vol. 45. N 12. P. 2076—2079.

Takano H., *Kikuchi K.* Anomalous cells of *Nitzschia pungens* Grunow found in eutrophic marine waters // Diatom. 1985. N 1. P. 18—20.

Takano H. Marine diatom *Nitzschia multistriata* sp. nov. common at inlets of southern Japan // Diatom. 1993. N 8. P. 39—41.

Villac M. C., Roelke D. L., Chavez F. P. et al. *Pseudonitzschia australis* Frenguelli and related species from the west coast of the U.S.A.: Occurrence and domoic acid production // J. Shellfish Res. 1993. Vol. 12. P. 457—465.

SUMMARY

Three species of the potentially toxic diatom genus *Pseudo-nitzschia* (*P. americana*, *P. calliantha* and *P. multiseries*) dominated in the phytoplankton during summer-autumn season in the Aniva Bay of the Sea of Okhotsk. The maximum concentration of *P. calliantha* (600 thousand cells per litre) was recorded during summer phytoplankton bloom in August 2001. The highest concentrations of *P. americana* and *P. multiseries* were recorded during autumn phytoplankton bloom in November 2002 (500 and 50 thousand cells per litre, respectively). Morphological descriptions of these species based on the light and electron microscopy, original microphotographs and information on their ecology are presented. Some features of morphological structure of the species are discussed *P. calliantha* is a new record for the Sea of Okhotsk.

УДК 582.32 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 11

© И. В. Чернядьева,[1] Е. А. Игнатова[2]

МХИ ПРИРОДНОГО ПАРКА «КЛЮЧЕВСКОЙ» (КАМЧАТКА, ДАЛЬНИЙ ВОСТОК)

I. V. CZERNYADJEVA, E. A. IGNATOVA. THE MOSSES OF THE NATURE PARK «KLJUCHEVSKOI» (KAMCHATKA, FAR EAST)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail le-bryo@mail.ru
[2] Московский государственный университет, биологический факультет
119992 Москва, Воробьевы горы
E-mail: misha_ignatov@list.ru
Поступила 02.04.2007

Приводятся результаты изучения уникального природного объекта — Ключевского природного парка. Впервые публикуется полный аннотированный список мхов, включающий 274 вида и 9 разновидностей, а также данные по их встречаемости, экологии и ценологии. Новыми для территории Ключевского парка являются 101 таксон, из которых 28 — новые для п-ова Камчатка, 9 — новые для севера Дальнего Востока, а *Campylopus schwarzii* — новый для России.

Ключевые слова: Камчатка, Ключевской природный парк, мхи, флора.

Природный парк «Ключевской» — уникальный природный объект, представляющий собой один из крупнейших активно действующих вулканических комплексов Севера Голарктики, включающий 12 активных стратовулканов. Ключевская группа вулканов расположена в грабен-синклинали Центральной Камчатской депрессии, формирование ее рельефа определялось вулканической деятельностью и экзогенными процессами в четвертичный период. Это крупнейший центр современного оледенения на Камчатке, включающий 31 ледник. Снеговая линия проходит здесь на высотах 2600—2800 м (Виноградова, 1975).

Вулканы Ушковский (3943 м) и Острый Толбачик (3682 м) образованы в позднеплейстоцен-голоценовое время и имеют слабо разрушенные конусы. На склонах многочисленные лавовые поля и курумники прерываются скальными выходами вулканогенного происхождения, состоящими из базальтов, андезитов, андезито-базальтов (основные породы), дацитов, липаритов, перлитов и обсидианов (кислые породы). Многие вулканогенные породы характеризуются высокой пористостью, воздухо- и водопроницаемостью. Кроме того, для горных вулканических пород характерны включения различных металлов, особенно железа. Таким образом, скальные выходы вулканов характеризуются сложностью и неоднородностью химического и физического состава. С позднеплейстоценовым и голоценовым оледенениями связаны ледниковые формы рельефа — выровненные вулканические плато и моренные комплексы (Любимова, 1961; Иванов, 1990).

Почвы Камчатки относятся к категории вулканических. Особое влияние на почвообразование оказывают частые пеплопады и выпадение тефры, привносящие в почву большое количество различных химических элементов. Вулканические почвы обладают высокой водопроницаемостью и хорошей аэрацией, реакция почв преимущественно слабокислая до кислой. Велико влияние сезонной и многолетней мерзлоты, которая способствует развитию криогенных форм микрорельфа и перераспределению влаги (Соколов, 1973).

Климат района исследований умеренно-континентальный и характеризуется холодной, малоснежной зимой и теплым летом. Среднегодовые температуры на высоте 1000 м составляют около –3 °С, средняя температура января –18—–22 °С, июля — около +11 °С. Продолжительность вегетативного периода 50—60 дней. Заморозки возможны в течение всего вегетационного периода. Годовая сумма осадков 350—450 мм на подгорных равнинах (Научно-прикладной.., 1970).

Высотная поясность растительности хорошо выражена: выделяются лесной, стланиковый и горнотундровый пояса. В лесном поясе произрастают лиственничные и каменноберезовые леса. Небольшими участками встречаются ельники. Наиболее широко распространены голубичные, хвощевые и зеленомошные лиственничники; разнотравные и вейниковые каменноберезняки; хвощевые и зеленомошные ельники. На высотах 800—900 м лесные массивы сменяются зарослями субальпийских кедровых стлаников и ольховников, небольшими участками разнотравных луговин и редколесьями из лиственницы. В районе Толбачинского дола на вулканогенных субстратах развиваются тополевые редколесья. Склоны вулканов выше 1100 м покрыты горными тундрами с небольшими вкраплениями луговой растительности. Растительность горных тундр отличается большой сложностью состава и неоднородностью. Распространены кустарничковые тундры с преобладанием голубики, дриады, ивки, диапенсии и различной долей участия разнотравья, злаков, осок, лишайников и мхов. В наиболее экстримальных условиях, особенно на высотах более 1400—1500 м, роль кустарничков падает и доминирует группа лишайников. В мезофильных условиях повышается роль мхов, преобладают различные варианты кустарничково-лишайниково-моховых, кустарничково-моховых, травяно-кустарничково-моховых тундр. На южных остепненных склонах встречаются участки разнотравно-кобрезиевых сообществ. Места с избыточным увлажнением заняты заболоченными тундрами с доминированием в различных сочетаниях ивок, осок, пушиц и мхов. Около снежников или в местах долгого лежания снега развиваются нивальные тундры обычно с преобладанием кустарничков и мхов, а также нивальные разнотравные луговины. С высоты 1500—1600 м преобладает щебнистый субстрат с отдельными задернованными участками (Любимова, 1961; Нешатаева и др., 2006а, б).

До недавнего времени Ключевской парк оставался крайне слабо изученным в бриологическом отношении. Несколько видов отмечались для вулкана Толбачик (Mueller, 1927; Persson, 1970; Черданцева, Осипов, 1998).

Настоящая работа основана на материалах, собранных автором в течение полевых сезонов 2003—2006 гг. на северо-западном, западном и юго-западном макросклонах Ключевской группы вулканов в окрестностях вулканов Ушковский и Острый Толбачик. Также были обработаны сборы к геоботаническим описаниям, выполненные в этих районах В. Ю. Нешатаевой, В. Ю. Нешатаевым и М. П. Вяткиной. Всего было собрано и обработано свыше 4000 образцов мхов. Основные работы проводились в горнотундровом и в верхней части стланикового поясов. Частично результаты обработки собранных коллекций были опубликованы ранее (Нешатаева и др., 2006а, б; Чернядьева, 2005, 2006; Czernyadjeva, 2005). Впервые для Ключевского парка приводится полный конспект флоры мхов, включающий распространение видов на исследованной территории, их экологическую приуроченность и оценку встречаемости.

Исследования проводились в следующих пунктах. Северо-западный склон вулкана Ушковский: 1 — окрестности ледника Бильченок, 56°11′ N, 160°21′ E; 2 — берег р. Бильченок, 56°13′ N, 160°33′ E. Западный склон вулкана Ушковский: 3 — шлейф склона в окрестностях пос. Козыревск, 56°00′ N, 160°02′ E; 4 — урочище Копыто, 55°58′ N, 160°08′ E; 5 — верховья ручья Широкий на Ключевском доле, 55°58′ N, 160°15′ E. Западный склон вулкана Острый Толбачик, Толбачинский дол: 6 — верховья ручья Водопадный, 55°46′ N, 160°15′ E; 7 — окрестности горы Высокой, 55°40′ N, 160°15′ E.

В списке для каждого вида приводятся встречаемость (собран 1 раз — единично, 2—7 — редко, 8—16 — спорадически, 17—25 — часто, 26—50 — очень часто, более 50 раз в большинстве типов местообитаний — повсеместно); пункты сбора; экотопы (почва, камни, расщелины камней, гнилая древесина, основание столов); растительные сообщества или типы местообитаний; высотная амплитуда произрастания вида указывается в скобках, например (800—1110). Спороношение (S+). Отмечаются ценотически значимые виды, иногда сопутствующие виды. Виды, новые для парка, отмечены (*), виды, новые для Камчатки, — (**). Вид, известный только по литературным данным, указан в квадратных скобках []. Название видов дается по: Ignatov et al., 2006.

Abietinella abietina (Hedw.) M. Fleisch. — очень часто, 1, 5, 6, 7: на почве, реже на камнях в тундрах, на субальпийских лугах, скалах, лавовых полях, в пионерных группировках; изредка в лиственничнике, тополевом редколесье и кедровом стланике. Местами обилен. (570—1400).

Amblystegium serpens (Hedw.) B. S. G. — редко. 4: на почве по берегу ручья, (330). 7: на гнилой древесине в тополевом редколесье. (680). S+.

Amphidium lapponicum (Hedw.) Schimp. — спорадически. 1, 2, 6, 7: на камнях и в их расщелинах на лавовых полях и скалах. (550—1350). S+.

**Andreaea alpestris* (Thed.) Sharp — единично. 5: на камнях в распадке. (1000).

A. rupestris Hedw. var. *rupestris* — часто. 1, 5, 6, 7: на камнях в тундрах, тополевых редколесьях, на скалах, лавовых полях, пионерных группировках; на почве в разнотравном ольховнике. (900—1420). S+.

A. rupestris var. *papillosa* (Lindb.) Podp. — часто. 1, 5, 6, 7: на камнях в тундрах, тополевых редколесьях, на скалах, лавовых полях, курумниках, пионерных группировках, в ольховом и кедровом стланиках. (570—1530). S+.

***A. rupestris* var. *sparsifolia* (J. E. Zetterst.) Sharp in Grout — редко. 6: на камнях в моховой тундре и на скалах. (1400).

Anomobryum julaceum (P. Gaertn. et al.) Schimp. var. *concinnatum* (Spruce) Lindb. — редко. 1, 2, 5: на почве и в расщелинах камней на каменистых склонах и скалах. (550—1250).

Arctoa anderssonii Wich. — редко. 1, 5, 6: на камнях и в расщелинах камней на лавовых полях и скалах; в лишайниковой каменистой тундре. (1000—1300). S+.

A. fulvella (Dicks.) B. S. G. — очень часто. 1, 5, 6, 7: на камнях и в расщелинах камней, реже на почве в тундрах, тополевых редколесьях, на скалах и лавовых полях. (570—1500). S+.

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr. — повсеместно. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7: на почве в лиственничниках, ельниках, тундрах, ольховых стланиках, луговинах, по берегам ручьев. Обилен, содоминирует в моховых и заболоченных тундрах. (220—1450).

A. turgidum (Wahlenb.) Schwaegr. — повсеместно. 1, 5, 6, 7: на почве, реже на камнях в тундрах, ольховых и кедровых стланиках, на луговинах, в лиственничниках, тополевых редколесьях, по берегам ручьев, на курумниках и в пионерных группировках. Обилен, содоминирует в моховых и кустарничковых тундрах. (570—1450).

Bartramia ithyphylla Brid. — часто. 1, 2, 4, 5, 6: на почве, камнях и в расщелинах камней в кустарничковых тундрах, на скалах, нарушенных местообитаниях, по берегам ручьев, на нивальной луговине, в кедровом стланике. (330—1300). S+.

B. pomiformis Hedw. — редко. 1, 3: на камнях и в расщелинах камней в кустарничковой тундре, по берегу реки и на стенке оврага. (220—910). S+.

***B. subulata* B. S. G. — единично. 6: на обнаженной почве среди скал. (1060). S+.

Brachytheciastrum collinum (Schleich. ex Muell. Hal.) Ignatov et Huttunen — редко. 1, 6: на камнях и в расщелинах камней курумников, скал, в разнотравно-кустарничковой тундре и кедровом стланике. (900—1300). S+.

Brachythecium albicans (Hedw.) B. S. G. — редко. 1, 5, 6: на почве в тундрах, на разнотравно-кобрезиевой луговине, в пионерной группировке. (900—1280).

**B. capillaceum* (F. Weber et D. Mohr) Giacom. — редко. 1, 5: на почве луговин и в кустарничковой тундре. (980—1280).

B. cirrhosum (Schwaegr.) Schimp. — редко. 5, 6: на почве, изредка в расщелинах камней в тундрах и на луговинах. (1070—1300).

B. erythrorrhizon B. S. G. s. l. — редко. 1, 2, 5: на почве на луговинах, в ольховом стланике и разнотравно-кустарничковой тундре. (560—1054).

**B. mildeanum* (Schimp.) Schimp. ex Milde — редко. 5: в расщелинах скал. (1180). 6: на почве в кедровом стланике. (946).

B. rivulare B. S. G. — единично. 1: на камнях по берегу ручья. (910).

***B. rutabulum* (Hedw.) B. S. G. — единично. 6: на почве в березняке. (910). S+.

B. salebrosum (F. Weber et D. Mohr) Schimp. — часто. 1, 4, 5, 6, 7: на почве, гнилой древесине и при основании стволов деревьев в лиственничниках, березняках, кустарничковых и нивальных тундрах, луговинах, тополевых редколесьях, ольховых стланиках. Местами обилен. (650—1280). S+.

B. turgidum (C. Hartm.) Kindb. — спорадически. 1, 5, 6, 7: на почве в моховых и заболоченных тундрах, на луговинах. (1000—1400).

B. udum (I. Hagen) I. Hagen — единично. 1: на почве на дне оврага. (970).

**Breidleria pratensis* (L. F. Koch ex Spruce) Loeske — редко. 5: на почве в ивковой нивальной тундре. (1280). 6: на кочках в заболоченной осоковой тундре. (1400).

***Bryoerythrophyllum ferruginascens* (Stirt.) Giacom. — спорадически. 4, 5, 6, 7: на обнаженной почве, камнях, реже в расщелинах камней на лавовых полях, в разнотравных и кустарничковых тундрах, на скалах, по берегу ручья. (330—1610).

B. recurvirostrum (Hedw.) P. C. Chen — спорадически. 1, 5, 6, 7: на обнаженной почве, камнях и в расщелинах камней на лавовых полях, скалах, нарушенных местообитаниях, в тундрах, луговинах, кедровом стланике. (220—1300). S+.

Bryoxiphium norvegicum (Brid.) Mitt. var. *japonicum* (Berggr.) A. et D. Loeve — спорадически. 1, 2, 3, 5: в расщелинах скал и на курумниках. (220—1300). S+.

***Bryum algovicum* Sendtn. ex Muell. Hal. — единично. 5: на почве луговины. (1050). S+.

B. amblyodon Muell. Hal. — спорадически. 1, 2, 5, 6, 7: на почве, реже на камнях и в их расщелинах на лавовых полях, скалах, в тундрах, ольховых и кедровых стланиках, в лиственничном редколесье, нивальной группировке. (560—1400). S+.

B. archangelicum B. S. G. — редко. 1, 2, 5, 7: на почве в кустарничковых тундрах и тополевых редколесьях; на камнях лавовых полей и скал. (550—1530). S+.

***B. arcticum* (R. Br.) B. S. G. — редко. 5: на камнях и в их расщелинах на скалах. (1050); на обнаженной почве в кустарничково-моховой тундре. (1170). S+.

B. argenteum Hedw. — редко. 1, 3, 5, 6: на обнаженной почве и камнях на курумниках, скалах, нарушенных местообитаниях, луговинах. (250—1300).

B. caespiticium Hedw. — редко. 1: на обнаженной почве пионерной группировки. (910). 6: на обнаженной почве в кустарничково-моховой тундре. (1400). S+.

B. capillare Hedw. — редко. 1: на почве в разнотравном ольховнике. (1000). 6: на почве в ивково-рододендровой тундре. (1140). S+.

B. creberrimum Taylor — спорадически. 1, 2, 6, 7: на обнаженной почве, реже на камнях и в расщелинах камней в тундрах, на скалах и лавовых полях; на почве в тополевом редколесье и ольховом стланике. (550—1400). S+.

**B. cryophilum* Maortensson — единично. 6: на обнаженной почве в злаково-ивковой тундре, в примеси к *Hypnum cupressiforme*. (1300).

***B. dichotomum* Hedw. — единично. 5: на почве среди скал. (1050).

***B. funckii* Schwaegr. — единично. 1: на камне пионерной группировки. (1054).

**B. intermedium* (Brid.) Blandow — единично. 7: на камнях лавовых полей. (570). S+.

**B. moravicum* Podp. (*B. laevifilum* Syed) — единично. 4: на почве по берегу ручья. (330).

B. lonchocaulon C. Muell. — редко. 1: на почве в ольховнике и по берегу ручья. (900). S+.

[*B. pallescens* Scheich. ex Schwaegr. — 5, 6: Черданцева, Осипов, 1998.]

B. pseudotriquetrum (Hedw.) P. Gaertn. et al. — редко. 5, 6: на обнаженной почве в моховых и заболоченных тундрах. (1280—1400).

B. schleicheri Schwaegr. — редко. 1, 6: на почве у ручья и в сырой тундре. (910—1330). S+.

Bucklandiella microcarpa (Hedw.) Bednarek-Ochyra et Ochyra — редко. 1, 6: на почве и камнях в кустарничковых и лишайниковых тундрах, на скалах. (970—1400).

***B. microcarpa* f. *afoninae* (Frisvoll) Bednarek-Ochyra et Ochyra — редко. 5: на почве в кустарничковой тундре. (1550). 6: на камне лавового останца. (1350).

B. sudetica (Funck) Bednarek-Ochyra et Ochyra — редко. 1, 7: на камнях по берегам ручьев и в тополевом редколесье. (570—1000). S+.

B. vulcanicola (Frisvoll et Deguchi) Bednarek-Ochyra et Ochyra — единично. 6: на камне в моховой тундре. (1220).

**Calliergon megalophyllum* Mikut. — единично. 5: на почве по берегу озера. (980).

**C. richardsonii* (Mitt.) Warnst. — единично. 5: на почве по берегу озера. (980).

Calliergonella lindbergii (Mitt.) Hedenaes — спорадически. 1, 3, 4, 5: на почве, реже в расщелинах камней в тундрах и на луговинах. (220—1500).

Campyliadelphus chrysophyllus (Brid.) Kanda — редко. 1, 5, 6: на почве в моховых, разнотравных, лишайниковой и заболоченной тундрах. (900—1190).

Campylidium hispidulum (Brid.) Ochyra — единично. 1: на почве луговины. (900).

**C. sommerfeltii* (Myrin) Ochyra — единично. 6: на гнилой древесине в ольховнике. (800).

Campylium stellatum (Hedw.) C. E. O. Jensen — спорадически. 1, 5, 6: на почве в тундрах и на нивальной луговине. Местами обилен. (900—1300).

**Campylopus schimperi* Milde — спорадически. 5, 6: на почве в лишайниковых и моховых тундрах; на скалах; на обнаженной почве солифлюкционного склона. (1000—1400).

***C. schwarzii* Schimp. — единично. 6: на почве в лиственничной редине. (840).

C. subulatus Schimp. — редко. 5: на почве и камнях на луговинах. (1000—1070). S+.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. — повсеместно. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7: во всех экотопах всех типов местообитаний. Местами обилен. (220—1530). S+.

Cinclidium stygium Sw. — редко. 5: в мочажинах заболоченной моховой тундры, обилен. (1290); на почве в заболоченной осоковой тундре. (1250).

Climacium dendroides (Hedw.) F. Weber et D. Mohr — очень часто. 1, 3, 4, 5, 6: на почве, редко на гнилой древесине в тундрах, в березняке, лиственничнике, на луговинах. (220—1330).

**Cnestrum schistii* (F. Weber et D. Mohr) I. Hagen — редко. 7: на камнях в тополевом редколесье и на лавовом поле. (570). S+.

Codriophorus brevisetus (Lindb.) Bednarek-Ochyra et Ochyra — единично. 1: на камнях лавового останца. (1250).

C. corrugatus Bednarek-Ochyra et Ochyra — спорадически. 1, 5, 6: на камнях на курумниках, скалах, в кустарничковых и моховых тундрах. (1100—1500).

C. fascicularis (Hedw.) Bednarek-Ochyra et Ochyra — редко. 1, 5, 6: на почве и камнях в кустарничковых тундрах и на скалах. (1060—1500). S+.

Conostomum tetragonum (Hedw.) Lindb. — спорадически. 1, 5, 6: на почве в тундрах; на камнях и в их расщелинах на курумниках и скалах. (970—1420).

**Cynodontium asperifolium* (Lindb. et Arnell) Paris — редко. 4, 6, 7: на коре, гнилой древесине и при основании стволов в березняках и лиственничнике. (650—930). S+.

***C. polycarpon* (Hedw.) Schimp. — единично. 7: на камне лавового останца. (670). S+.

C. strumiferum (Hedw.) Lindb. — спорадически. 1, 3, 4, 6, 7: на коре, гнилой древесине, при основании стволов в березняках, лиственничниках, ельниках; на камнях на лавовых полях, курумниках и в кедровых стланиках. (340—970). S+.

**C. tenellum* (B. S. G.) Limpr. — спорадически. 4, 5, 6, 7: на гнилой древесине и при основании стволов в березняках и лиственничниках; на камнях и в их расщелинах на лавовых полях и скалах. (570—1350). S+.

Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp. — редко. 1: на обнаженной почве нарушенных местообитаний. (970).

Dicranella subulata (Hedw.) Schimp. — спорадически. 1, 4, 5, 6: на обнаженной почве и камнях по берегам ручьев, на скалах, в кустарничковых тундрах. (330—1205). S+.

Dicranum acutifolium (Lindb. et Arnell) C. E. O. Jensen ex J. G. Weinm. — спорадически. 1, 5, 6, 7: на почве в тундрах, кедровом стланике, разнотравном лиственничнике. Содоминирует в моховых тундрах. (620—1410). S+.

**D. bergeri* Blandow in Starke — редко. 5, 7: на почве в моховых и заболоченных тундрах, разнотравном лиственничнике. (620—1300).

D. bonjeanii De Not. — очень часто. 1, 4, 5, 6, 7: на почве в моховых и заболоченных тундрах, зеленомошных лиственничниках, луговинах, кедровых и ольховых стланиках, лиственничном редколесье. Местами обилен. (560—1290).

D. brevifolium (Lindb.) Lindb. — спорадически. 1, 5, 6: на почве в моховых, кустарничковых и лишайниковых тундрах. Местами обилен. (970—1400).

D. elongatum Schleich. ex Schwaegr. — очень часто. 1, 5, 6, 7: на почве в тундрах, лиственничных редколесьях, на лавовых полях; на скалах. Местами обилен. (570—1410).

**D. flagellare* Hedw. — единично. 4: при основании стволов в березняке. (660).

**D. flexicaule* Brid. — единично. 7: на почве в лиственничном редколесье. (650).

D. fragilifolium Lindb. — спорадически. 3, 4, 5, 7: на гнилой древесине и при основании стволов в лиственничниках, ельниках, березняках, редколесьях. (220—970). S+.

D. fuscescens Turner — спорадически. 1, 3, 4, 5, 6, 7: на почве, гнилой древесине, при основании стволов в лиственничниках, березняках, тундрах, кедровых стланиках, лиственничных редколесьях. Содоминирует в моховых тундрах. (220—1000). S+.

**D. laevidens* R. S. Williams — единично. 5: на почве в заболоченной тундре. (1120).

D. leioneuron Kindb. — спорадически. 1, 4, 5, 6: на почве в моховых, кустарничковых и заболоченных тундрах, в березняке, на луговине. Местами обилен. (900—1400). S+.

D. majus Sm. var. *majus* — повсеместно. 1, 3, 4, 5, 6, 7: на почве, гнилой древесине, при основании стволов в лиственничниках, березняках, ельниках, тундрах, кедровых стланиках, редколесьях, на луговинах; в расщелинах скал. Содоминирует в тундрах, лиственничниках и ельниках. (220—1550). S+.

D. majus var. *orthophyllum* A. Braun ex Milde — редко. 1, 5: на почве в заболоченных и кустарничково-лишайниковой тундрах, в ольховнике. Местами обилен. (900—1300).

**D. montanum* Hedw. — редко. 3, 5: при основании стволов и на гнилой древесине в голубичных лиственничниках и лиственничном редколесье. (220—1000).

D. polysetum Sw. — спорадически. 3, 4, 5, 6, 7: на почве в лиственничниках, березняках, ельниках, кедровом стланике. Содоминирует в зеленомошных лиственничниках. (220—1050).

D. scoparium Hedw. — редко. 1, 6: на почве в березняке и ольховнике. (920—1070). S+.

D. spadiceum J. E. Zetterst. var. *spadiceum* — очень часто. 1, 5, 6: на почве в тундрах, кедровых и ольховых стланиках, на луговинах и пионерной группировке; на камнях курумника. Содоминирует в кустарничковых тундрах. (900—1380).

D. spadiceum var. *subscabrifolium* Schljakov — единично. 1: на почве в ольховнике. (1054).

Didymodon asperifolius (Mitt.) H. A. Crum et al. — редко. 5, 6: на почве и камнях в дриадовой и кустарничково-моховой тундрах, на луговине. (1000—1200).

**D. gaochienii* B. C. Tan et Y. Jia — единично. 6: на гнилой древесине в тополевом редколесье. (680).

D. icmadophyllus (Schimp. ex Muell. Hal.) K. Satio — единично. 1: на камнях в кустарничково-лишайниковой тундре. (1000).

D. perobtusus Broth. — редко. 1: на камне в кедровом стланике, на моренной гряде. (1000).

D. rigidulus Hedw. var. *rigidulus* — единично. 5: на почве среди скал. (1050).

**D. rigidulus* var. *glaucus* Wijk et Margad. — единично. 3: на камне в овраге. (220).

Distichium capillaceum (Hedw.) B. S. G. — очень часто. 1, 2, 3, 5, 6, 7: на почве, камнях и в расщелинах камней на лавовых полях, скалах, курумниках, луговинах, в тундрах, кедровых стланиках, редколесьях, по берегам ручьев. Иногда обилен на скалах. (220—1300). S+.

Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe — часто. 1, 5, 6: на почве, камнях и в расщелинах камней в тундрах, на скалах, курумниках, нивальной луговине. (970—1400). S+.

**D. heteromallum* (Hedw.) E. Britton — спорадически. 1, 5, 6, 7: на почве, камнях и в расщелинах камней в лишайниковых тундрах, редколесьях, на скалах. (570—1300). S+.

D. lineare (Sw.) Lindb. — единично. 1: на курумнике. (1100).

***D. pallidum* (Hedw.) Hampe — редко. 1, 5: на камнях и в расщелинах камней лавовых останцов и в кустарничковой тундре. (1300—1500). S+.

Drepanocladus polygamus (B. S. G.) Hedenaes — редко. 1, 5: на почве в лишайниковой тундре, на луговине и по берегу озера. (900—980).

**Echinophyllum sachalinensis* (Lindb.) O'Brian — единично. 4: на почве березняка. (930).

Encalypta alpina Sm. — единично. 1: на камнях лавового останца. (1300). S+.

***E. brevipes* Schljakov — редко. 6: на камнях и в расщелинах камней лавовых полей и скал. (1030—1300). S+.

E. rhaptocarpa Schwaegr. — спорадически. 1, 2, 5, 6, 7: на камнях и в расщелинах камней лавовых полей и скал; на почве в тундрах, редколесьях, на луговине. (550—1260). S+.

Entodon concinnus (De Not.) Paris — спорадически. 5: на почве травяных тундр и луговин, часто с участием кобрезии; изредка на скалах. (1000—1300).

Eurhynchiastrum pulchellum (Hedw.) Ignatov et Huttunen — спорадически. 1, 3, 5, 7: на обнаженной почве, камнях и в расщелинах камней на лавовых полях, скалах, курумниках, нарушенных местообитаниях, в кедровым стланике. (220—1100). S+.

**Fissidens adianthoides* Hedw. — единично. 5: в мочажинах бугристой пушицево-ивково-моховой тундры, в примеси к *Limprichtia revolvens*. (1280).

F. bryoides Hedw. — редко. 1, 3, 4, 5: на обнаженной почве и в расщелинах камней по берегам ручьев, на нарушенных местообитаниях, курумниках. (220—1000). S+.

F. osmundoides Hedw. — редко. 1, 5, 6, 7: на обнаженной почве в моховых и заболоченных тундрах с *Ditrichum flexicaule*. (970—1300).

F. viridulus (Sw.) Wahlenb. — единично. 2: в расщелинах скал в каньоне реки. (550).

**Funaria hygrometrica* Hedw. — редко. 3: на обнаженной почве в лиственничнике. (220). 5: на старом кострище с *Ceratodon purpureus*. (1300). S+.

Grimmia alpestris (F. Weber et D. Mohr) Schleich. — редко. 1, 5: на камнях по берегам ручьев. (700—1050). S+.

**G. donniana* Sm. — спорадически. 5, 6, 7: на камнях и в расщелинах камней на лавовых полях, скалах, в кустарничковых тундрах и тополевом редколесье. (570—1300). S+.

**G. elongata* Kaulf. in Sturm — редко. 5, 6: на камнях в кустарничковых тундрах и на лавовых останцах. (1130—1500). S+.

G. fuscolutea Hook. — редко. 5, 6: на скалах. (1100—1500). S+.

**G. incurva* Schwaegr. — редко. 1: на камнях в лишайниковых тундрах. (900). S+.

G. longirostris Hook. — спорадически. 1, 5, 6, 7: на камнях в тундрах и редколесьях, на лавовых полях и скалах. (570—1200). S+.

G. mollis Bruch et Schimp. — редко. 1, 5, 6, 7: на камнях по берегам ручьев и на мокрых скалах. (910—1500). S+.

G. reflexidens Muell. Hal. — спорадически. 1, 5, 6: на камнях в тундрах, на скалах, курумниках, лавовых полях. (1000—1500). S+.

G. torquata Drumm. — единично. 5: на скалах. (1500).

G. triformis Carestia et De Not. — единично. 5: на камне в травяной тундре. (1070). S+.

***Hamatocaulis vernicosus* (Norrl.) Hedenaes — единично. 5: на влажной почве в кустарничково-моховой тундре. (1170).

Helodium blandowii (F. Weber et D. Mohr) Warnst. — редко. 3, 5: на почве в хвощевом лиственничнике, в моховой и заболоченной тундрах. (330—1330).

Hennediella heimii R. H. Zander var. *arctica* (Lindb.) R. H. Zander — единично. 1: в расщелинах камней лавового останца. (750). S+.

**Hygrohypnella duriuscula* (De Not.) Ignatov et Ignatova — единично. 5: на камне у ручья. (1050).

**H. ochracea* (Turner ex Wilson) Ignatov et Ignatova — редко. 4, 5: на камнях у ручьев. (330—1450).

H. polare (Lindb.) Ignatov et Ignatova — редко. 3, 4, 5: на камнях у ручьев. (220—1450). S+.

Hylocomiastrum pyrenaicum (Spruce) M. Fleisch. — редко. 1: на почве в разнотравно-кустарничковой тундре и на нивальной луговине. (970—1100).

Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G. var. *splendens* — очень часто. 1, 3, 4, 5, 6: на почве в тундрах, луговинах, лиственничниках, березняках, ельниках, кедровых стланиках. Содоминирует в зеленомошных лесах и моховых тундрах. (340—1200).

H. splendens var. *obtusifolium* (Geh.) Paris — очень часто. 1, 5, 6: на почве в тундрах и на луговинах. Местами обилен. (900—1620).

Hymenoloma crispula (Hedw.) Ochyra — очень часто. 1, 2, 5, 6, 7: на камнях и в расщелинах камней, реже на почве в тундрах, на скалах, лавовых полях, по берегам ручьев, в ольховых и кедровых стланиках, в редколесьях. (560—1450). S+.

H. intermedia (J. J. Amman) Ochyra — редко. 1: на почве в лишайниковой тундре и ольховнике. (910). S+.

Hypnum cupressiforme Hedw. — спорадически. 1, 3, 5, 6, 7: на почве, камнях и в расщелинах камней на курумниках, лавовых полях, скалах, в тундрах и кедровых стланиках. (220—1400).

**Isopterygiopsis alpicola* (Lindb. et Arnell) Hedenaes — спорадически. 3, 4, 5, 6, 7: в расщелинах камней и на обнаженной почве на лавовых полях, скалах, по берегу ручья и в разнотравно-кобрезиевой тундре. (220—1070).

I. muelleriana (Schimp.) Z. Iwats. — спорадически. 1, 4, 5, 6, 7: в расщелинах камней на лавовых полях и скалах; на почве в тундрах и тополевом редколесье. (330—1300). S+.

I. pulchella (Hedw.) Z. Iwats. — часто. 1, 2, 4, 5, 6, 7: на камнях, в расщелинах камней, реже на почве в тундрах, на скалах, лавовых полях, по берегам ручьев, в кедровых стланиках, березняке и тополевом редколесье. (330—1300). S+.

Kiaeria glacialis (Berrg.) I. Hagen — часто. 1, 5, 6: на почве, камнях и в расщелинах камней в тундрах, на лавовом поле, по берегу ручья. Содоминирует в кустарничковых и моховых тундрах. (900—1620). S+.

K. starkei (F. Weber et D. Mohr) I. Hagen — единично. 1: на камне в кустарничково-лишайниковой тундре. (1200). S+.

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson — редко. 1, 3, 4, 5: на обнаженной почве на нарушенных местообитаниях и в кобрезиевой тундре; на выворотах корней в лиственничниках; в расщелинах скал. (220—1300). S+.

***Leptodontium flexifolium* (Dicks.) Hampe — единично. 6: на коре в березняке. (910).

**Limprichtia cossonii* (Schimp.) L. E. Anderson et al. — единично. 6: на почве в заболоченной осоковой тундре. (1190).

L. revolvens (Sw.) Loeske — часто. 1, 5, 6: на переувлажненной почве и в мочажинах в заболоченных и сырых тундрах, по берегам ручьев и озер. Местами обилен. (980—1610). S+.

Loeskypnum badium (C. Hartm.) Paul. — часто. 1, 5: на почве и в мочажинах в сырых моховых и заболоченных тундрах, реже в кустарничковых тундрах, на нивальных луговинах, по берегам ручьев. Изредка обилен. (900—1400).

***Lyellia aspera* (I. Hagen et C. E. O. Jensen) Frye — единично. 5: на курумнике. (1250).

Meesia uliginosa Hedw. — часто. 1, 5, 6: на почве в моховых и заболоченных тундрах, в нивальных группировках; в расщелинах камней в кустарничковых тундрах; в расщелинах скал. Изредка обилен в заболоченных тундрах. (900—1500). S+.

Mielichhoferia mielichhoferiana (Funck in Hook.) Loeske — спорадически. 5, 6: в расщелинах камней на лавовых останцах, курумниках, скалах. (1180—1500).

**Mnium laevinerve* Cardot — единично. 4: на почве по берегу ручья. (330).

**M. marginatum* (Dicks.) P. Beauv. — редко. 3, 4: на обнаженной почве в овраге и по берегу ручья. (220—330). S+.

M. thomsonii Schimp. — редко. 1, 2, 5, 7: в расщелинах камней на лавовых останцах, курумниках, лавовых полях, скалах, в кедровом стланике. (550—1300).

Myurella julacea (Schwaegr.) B. S. G. — спорадически. 2, 5, 6: на почве, реже в расщелинах камней в тундрах, на скалах и луговине. (550—1400).

M. sibirica (Muell. Hal.) Reimers — единично. 5: на обнаженной почве среди скал, примесь к *M. julacea*. (1050).

M. tenerrima (Brid.) Lindb. — редко. 5: на почве в моховых тундрах. (1170—1300).

Niphotrichum canescens (Hedw.) Bednarek-Ochyra et Ochyra var. *canescens* — повсеместно. 1, 2, 5, 6, 7: на почве в тундрах, ольховниках, луговинах, редколесьях, пионерных группировках и по берегам ручьев; на камнях на лавовых полях и скалах. Содоминирует в лишайниковых тундрах и тополевых редколесьях. (560—1550).

**N. canescens* var. *latifolium* (C. E. O. Jensen) Bednarek-Ochyra et Ochyra — спорадически. 6, 7: на почве в моховых и ивковой тундрах, редколесьях, на лавовых полях. Местами обилен, на лавовых полях образует покрытие до 50 %. (570—1400).

N. ericoides (F. Weber ex Brid.) Bednarek-Ochyra et Ochyra — часто. 1, 5, 6: на почве в тундрах, луговинах, по берегам ручьев; на скалах. Обилен в кустарничковых и лишайниковых тундрах. (900—1610).

**N. panschii* (Muell. Hal.) Bednarek-Ochyra et Ochyra — редко. 1: на камне в кустарничково-лишайниковой тундре. (1000). 5: на почве в моховой тундре. (1450).

Ochyraea cochlearifolia (Venturi ex De Not.) Ignatov et Ignatova — спорадически. 1, 5, 6: на камнях по берегу и в русле ручьев, на мокрых скалах. (910—1450). S+.

***O. norvegica* (Bruch et al.) Ignatov et Ignatova — единично. 3: на камнях у ручья. (220).

Oligotrichum hercynicum (Hedw.) DC. — редко. 1, 6: на обнаженной почве нарушенных местообитаний. (970, 1060).

Oncophorus compactus (B. S. G.) Schljakov — спорадически. 1, 5, 6: на почве в моховых, заболоченных и лишайниковых тундрах; в расщелинах камней на обрыве. (1000—1300). S+.

**O. crispifolius* (Mitt.) Lindb. — единично. 6: на гнилой древесине в ольховнике. (700). S+.

O. virens (Hedw.) Brid. — спорадически. 1, 5, 6: на почве в сырых заболоченных и моховых тундрах, по берегам ручьев; на нарушенных местообитаниях. (1000—1450). S+.

O. wahlenbergii Brid. — спорадически. 1, 3, 4, 5, 6, 7: на гнилой древесине и при основании стволов в лиственничниках, березняках и ельниках; на почве в моховой и заболоченной тундрах, тополевом редколесье, по берегу ручья. (220—1400). S+.

Orthothecium chryseum (Schwaegr.) B. S. G. — редко. 5, 6: на почве в заболоченных, моховой и осоковой тундрах. (1170—1300).

**Orthotrichum obtusifolium* Brid. — редко. 3, 7: на гнилой древесине и коре берез в ельнике и тополевых редколесьях с *Orthotrichum sordidum*. (340—680). S+.

**O. sordidum* Sull. et Lesq. — редко. 3, 7: на гнилой древесине и коре берез в ельнике и тополевых редколесьях с *Orthotrichum obtusifolium*. (340—680). S+.

**Oxystegus tenuirostris* (Hook. et Taylor) A. J. E. Sm. — спорадически. 3, 5, 7: на камнях на лавовых полях, скалах, в тополевых редколесьях. (220—1050).

Paludella squarrosa (Hedw.) Brid. — редко. 5: на почве и в мочажинах заболоченных тундр с *Meesia uliginosa*. (1000—1300).

Paraleucobryum enerve (Thed.) Loeske — единично. 1: на почве в кустарничково-лишайниковой тундре. (1380).

* *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid. — единично. 5: на почве в заболоченной тундре. (900).

P. tomentella Molendo — часто. 1, 5, 6: на почве по берегам ручьев, в сырых моховых и заболоченных тундрах; на сырых скалах. (910—1450). S+.

**Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. J. Kop. — единично. 6: на почве в вейниковом березняке. (910).

**P. ellipticum* (Brid.) T. J. Kop. — единично. 4: на почве по берегу ручья. (330).

**P. medium* (B. S. G.) T. J. Kop. — единично. 6: на почве в ивковой тундре. (1330).

Plagiothecium cavifolium (Brid.) Z. Iwats. var. *cavifolium* — спорадически. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7: на почве, камнях и в расщелинах камней на лавовых полях, скалах, в кустарничковой и разнотравной тундрах, в березняке. (220—1300). S+.

**P. cavifolium* var. *imbricatum* Ukrainskaya — единично. 6: на скалах. (1300).

P. denticulatum (Hedw.) B. S. G. — часто. 1, 5, 6, 7: на почве, гнилой древесине и при основании стволов в березняках, лиственничных редколесьях, ольховниках, луговинах; в расщелинах камней курумников, в кедровом стланике и лавовом поле. (570—1300). S+.

**P. laetum* Schimp. — редко. 3, 4, 6: на почве, гнилой древесине и при основании стволов в ельнике, березняке и разнотравном лиственничнике. (340—660). S+.

**Platydictya jungermannioides* (Brid.) H. A. Crum — редко. 5, 6, 7: в расщелинах камней, реже на камнях на скалах и лавовом поле. (570—1300).

**Pleuridium subulatum* (Hedw.) Rabenh. — единично. 1: на камне с мелкоземом в кедровом стланике. (1020). S+.

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. — повсеместно. 1, 3, 4, 5, 6, 7: на почве, реже на гнилой древесине и при основании стволов в лиственничниках, ельниках, тундрах, ольховых и кедровых стланиках, луговинах, лиственничных редколесьях. Содоминирует в лиственничниках и моховых тундрах. (220—1400).

Pogonatum dentatum (Brid.) Brid. — редко. 1, 5: на почве пионерной группировки и в кустарничковой тундре; в расщелинах камней лавового останца. (1300—1550).

P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv. — повсеместно. 1, 3, 4, 5, 6, 7: на почве пионерных группировок, на лавовых полях, в тундрах, тополевых редколесьях, ольховниках, луговинах; на камнях в кедровых стланиках и на скалах. (220—1400). S+.

**Pohlia andalusica* (Hoehn.) Broth. — единично. 5: на почве по берегу ручья. (1000).

P. andrewsii A. J. Shaw — редко. 1, 5: в расщелинах камней в кедровом стланике и на скалах; на обнаженной почве каменистого склона, с *P. proligera*. (1000—1300).

P. cruda (Hedw.) Lindb. — очень часто. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7: на почве, камнях и в расщелинах камней в тундрах, кедровых и ольховых стланиках, пионерных группировках, на скалах, лавовых полях, нарушенных местообитаниях, по берегам ручьев; изредка на почве и гнилой древесине в березняках, ельниках и лиственничниках. (220—1530). S+.

P. crudoides (Sull. et Lesq.) Broth. — часто. 1, 5, 6, 7: в расщелинах камней, реже на почве и камнях в тундрах, на скалах, лавовых полях, курумниках. (570—1500).

P. drummondii (Muell. Hal.) A. L. Andrews — часто. 1, 5, 6, 7: на почве и в расщелинах камней в тундрах, тополевых редколесьях, на луговинах, нивальных группировках, скалах, курумниках, нарушенных местообитаниях, по берегам ручьев. (680—1550). S+.

***P. elongata* Hedw.var. *elongata* — редко. 1, 5: на скалах. (1000—1300). S+.

***P. elongata* var. *greenii* (Brid.) A. J. Shaw — единично. 5: на обнаженной почве каменистого склона. (1250). S+.

P. filum (Schimp.) Martensson — спорадически. 1, 2, 4, 5, 6, 7: на почве, реже в расщелинах камней в тундрах, нивальных группировках, тополевых редколесьях, на скалах, нарушенных местообитаниях, по берегам ручьев. (330—1450).

P. nutans (Hedw.) Lindb. — повсеместно. 1, 3, 4, 5, 6, 7: во всех экотопах всех типов местообитаний. (220—1400). S+.

P. proligera Lindb. — спорадически. 1, 3, 4, 5, 6, 7: на почве в тундрах, нивальной луговине, пионерных группировках и по берегам ручьев; на камнях и в их расщелинах на лавовых полях и скалах; на гнилой древесине в березняке. (220—1330).

P. wahlenbergii (F. Weber et D. Mohr) A. L. Andrews — спорадически. 1, 2, 5, 6: на почве, реже на камнях по берегам ручьев, на мокрых скалах; в заболоченных тундрах. (550—1330).

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm. — очень часто. 1, 3, 4, 5, 6, 7: на почве в тундрах, ольховниках, луговинах и по берегам ручьев; на камнях и в их расщелинах на курумниках, скалах и лавовых полях; реже на гнилой древесине и при основании стволов в березняках и лиственничниках. Местами обилен. (220—1620). S+.

**P. norvegicum* (Hedw.) Schljakov — единично. 5: на камнях по берегу ручья. (1050). S+.

P. sexangulare (Floerke ex Brid.) G. L. Sm. — спорадически. 1, 5, 6: на скалах и в их расщелинах; на почве по берегам ручьев. (910—1500). S+.

P. sphaerothecium (Besch.) J.-P. Fram — редко. 5, 6: на камнях и в расщелинах камней на курумнике и скалах. (1000—1300). S+.

Polytrichum commune Hedw. — часто. 1, 3, 4, 5, 7: на почве в ельниках, березняках, лиственничниках, тундрах, кедровых стланиках, лиственничных редколесьях, на луговинах. Местами обилен. (340—1300).

**P. hyperboreum* R. Br. — единично. 6: на обнаженной почве лавового поля. (1400).

P. juniperinum Hedw. — повсеместно. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7: во всех экотопах всех типов местообитаний. Обилен, содоминирует в лиственничниках. (220—1400). S+.

P. piliferum Hedw. — повсеместно. 1, 4, 5, 6, 7: на почве в тундрах, кедровых и ольховых стланиках, луговинах, редколесьях, пионерных группировках; на камнях на лавовых полях, скалах и нарушенных местообитаниях. Обилен. (560—1550). S+.

**P. strictum* Brid. — спорадически. 5, 7: на почве в тундрах и ольховнике. Изредка обилен. (610—1550). S+.

Pseudocalliergon turgescens (T. Jensen) Loeske — спорадически. 5: на почве и в мочажинах заболоченных и моховых тундр; по берегам озер. Обилен. (800—1300).

**Pseudoleskeella nervosa* (Brid.) Nyholm — единично. 2: на скалах. (550).

P. papillosa (Lindb.) Kindb. — единично. 2: на сухом камне по берегу реки. (550).

**Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. — единично. 6: на почве в березняке. (910).

**Pylaisia polyantha* (Hedw.) B. S. G. — редко. 3, 4, 6, 7: на коре и гнилой древесине в разнотравном березняке, хвощевом ельнике, тополевых редколесьях. (340—930). S+.

Racomitrium lanuginosum (Hedw.) Brid. — повсеместно. 1, 2, 4, 5, 6, 7: на почве, камнях, и в расщелинах камней в тундрах, луговинах, кедровых и ольховых стланиках, редколесьях, нивальных и пионерных группировках, на скалах, лавовых полях, курумниках, нарушенных местообитаниях. Доминант тундровых сообществ. (560—1620). S+.

**Rhabdoweisia crispata* (Dicks.) Lindb. — редко. 5: на камне в кобрезиево-лишайниковой тундре. (1000); в расщелинах скал. (1250). S+.

**Rhizomnium gracile* T. J. Kop. — единично. 5: в мочажинах заболоченной тундры. (1290).

**R. magnifolium* (Horik.) T. J. Kop. — единично. 5: на почве по берегу ручья. (1000).

**R. nudum* (E. Britton et R. S. Williams) T. J. Kop. — единично. 5: на почве в распадке ручья. (1000).

Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr. — редко. 3, 4: на почве в ельниках, березняках, на субальпийской луговине. (340—930).

Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst. — редко. 3, 4: на обнаженной почве в овраге и по берегу ручья. (220—330).

**R. subpinnatus* (Lindb.) T. J. Kop. — на почве разнотравной луговины, разнотравного березняка и хвощевого лиственничника. (930).

Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb. — повсеместно. 1, 4, 5, 6: на почве в тундрах, луговинах, кедровых стланиках, зеленомошных лиственничниках, пионерных группировках. Обилен, доминирует в моховых тундрах. (500—1400).

Saelania glaucescens (Hedw.) Brid. — спорадически. 2, 3, 5, 7: на почве, камнях и в расщелинах камней лавовых полей, скал, тополевых редколесий, луговин; реже в тундрах. (220—1140). S+.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske — повсеместно. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7: во всех экотопах всех типов местообитаний. Обилен, иногда содоминирует в тундрах. (220—1620). S+.

Schistidium agassizii Sull. et Lesq. — единично. 5: на камне по берегу ручья. (1450). S+.

******S. apocarpum* (Hedw.) B. S. G. subsp. *canadense* (Dupret) H. H. Blom. ex B. H. Allen et Pursell — единично. 3: на камне у ручья. (220). S+.

S. cryptocarpum Mogensen et H. H. Blom — единично. 1: на камне морены. (900). S+.

S. dupretii (Ther.) W. A. Weber — редко. 2, 6: на почве моренной гряды; на камнях в каньонах ручьев. (560—1300). S+.

S. frigidum H. H. Blom — редко. 1, 2, 5, 6: на камнях в лишайниковой, кустарничковой и кобрезиевой тундрах, на скалах, с *Grimmia reflexidens*. (550—1250). S+.

**S. lancifolium* (Kindb.) H. H. Blom — единично. 3: на камнях по дну оврага. (220). S+.

S. papillosum Culm. — спорадически. 1, 5, 6, 7: на камнях в кустарничковых и лишайниковой тундрах, тополевом редколесье, кедровом стланике, на скалах, лавовых полях, по берегу ручья. (570—1610). S+.

S. plathyphyllum (Mitt.) Perss. — редко 1, 3, 5, 6: на камнях у ручьев. (220—1320). S+.

**S. pulchrum* H. H. Blom — редко. 1, 3, 5, 6, 7: на камнях на нарушенных местообитаниях, скалах и лавовом поле. (220—1240). S+.

**S. rivulare* (Brid.) Podp. — редко. 4, 5, 6: на камнях по берегам ручьев. (330—1450). S+.

**S.* cf. *trichodon* (Brid.) Poelt var. *nutans* H. H. Blom — единично. 7: на камне лавового поля. (570). S+.

Sciuro-hypnum glaciale (B. S. G.) Ignatov et Huttunen var. *dovrense* (Limpr.) Ochyra — редко. 1, 5: на камнях и в расщелинах камней по берегам ручьев и на нарушенных местообитаниях. (910—1050). S+.

**S. latifolium* (Kindb.) Ignatov et Huttunen — спорадически. 1, 5: на почве, камнях и в расщелинах камней по берегам ручьев и на нивальных луговинах. (1000—1320). S+.

S. oedipodium (Mitt.) Ignatov et Huttunen — редко. 1, 2, 3: на гнилой древесине в ольховнике; на скалах; на почве в ельнике. (342—1000).

S. plumosum (Hedw.) Ignatov et Huttunen — редко. 1, 3, 5, 7: на почве и камнях на лавовых полях, скалах, у ручьев, в кустарничковой тундре. (220—1050). S+.

**S. populeum* (Hedw.) Ignatov et Huttunen — редко. 5: в расщелинах скал и на камнях по берегу ручья. (1050).

S. reflexum (Starke) Ignatov et Huttunen — очень часто. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7: на почве, при основании стволов и на гнилой древесине в лиственничниках, березняках, ельниках, ольховниках, луговинах, кустарничковых тундрах, тополевых редколесьях; на камнях в кедровых стланиках и на скалах. Местами обилен. (340—1100). S+.

S. starkei (Brid.) Ignatov et Huttunen — часто. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7: на почве, гнилой древесине, при основании стволов в лиственничниках, березняках, тундрах, кедровых и ольховых стланиках, луговинах, тополевых редколесьях. Местами обилен. (220—1050). S+.

**S. uncinifolium* (Broth. et Paris) Ochyra et Zarnowiec in Cens. — единично. 1: в расщелинах камней в каменистой кустарничковой тундре. (900).

Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw. — редко. 1, 5: на почве в моховых и заболоченных тундрах. (1000—1400).

S. compactum DC. in Lam. et DC. — редко. 1, 5: на почве в моховых, кустарничково-лишайниковых и заболоченных тундрах. Местами обилен. (900—1300).

**S. fimbriatum* Wilson in Wilson et Hook. f. — редко. 5: на почве в заболоченных и моховых тундрах. Местами обилен. (900—1300).

S. girgensohnii Russow — спорадически. 1, 3, 5, 6: на почве в моховых, кустарничковых и заболоченных тундрах, по берегам ручьев, реже в ельниках. Местами обилен. (340—1400).

***S. inundatum* Russow — редко. 5: на почве луговины, заболоченной тундры, по берегу ручья. (1000—1250).

***S. palustre* L. — единично. 5: на почве в заболоченной тундре. (900).

**S. rubellum* Wilson — редко. 1, 5: на почве в кустарничковых тундрах. (900—1300).

**S. subsecundatum* Nees — редко. 5: на почве в заболоченных тундрах. (980—1300).

**S. teres* (Schimp.) Aongstr. ex C. Hartm. — часто. 5, 6: на почве в заболоченных и моховых тундрах. Обилен, изредка содоминирует. (1000—1450).

**S. warnstorfii* Russow — спорадически. 3, 5: на почве в моховых и заболоченных тундрах, в ельниках. Обилен, изредка содоминирует. (340—1330).

Stereodon bambergeri (Schimp.) Lindb. — единично. 5: на кочке в моховой тундре. (1300).

S. hamulosum (B. S. G.) Lindb. — единично. 6: на кочке в заболоченной тундре. (1400).

S. plicatulus Lindb. — спорадически. 1, 5, 6, 7: на почве, камнях и в расщелинах камней в тундрах, кедровых стланиках, редколесьях, на лавовых полях; на почве, гнилой древесине и у основания стволов в лиственничниках, березняках, ольховниках. (560—1100). S+.

S. revolutus (Mitt.) Lindb. — редко. 1: на почве и камне в разнотравной группировке на моренной гряде. (910). 7: на камнях лавового поля. (570).

**S. subimponens* (Lesq.) Broth. — единично. 6: на почве в заболоченной осоковой тундре, в примеси к *Campyliadelphus chrysophyllus*. (1190).

**Straminergon stramineum* (Dicks. ex Brid.) Hedenaes — редко. 5: на почве в сырых моховых и заболоченных тундрах, местами обилен. (1000—1450).

Syntrichia norvegica F. Weber — редко. 1, 5, 6: на почве на луговинах. (970—1280).

S. ruralis (Hedw.) F. Weber et D. Mohr — спорадически. 1, 5, 6: на почве на луговинах и пионерных группировках, в сухих тундрах; на камне в кедровом стланике. (910—1300).

***Tetradontium repandum* (Funck in Sturm) Schwaegr. — единично. 6: на камне с мелкоземом на скальных выходах в каньоне ручья. (1300). S+.

**Tetraphis pellucida* Hedw. — редко. 3: при основании стволов в хвощовом ельнике (340). 4: на гнилой древесине в вейниковом березняке. (660). S+.

Tetraplodon mnioides (Hedw.) B. S. G. — редко. 1, 5, 6: на органическом субстрате в кустарничковых тундрах и на скалах. (1100—1300). S+.

T. urceolatus (Hedw.) B. S. G. — редко. 1, 5, 6: на органическом субстрате в кустарничковых тундрах, на скалах и в кедровом стланике. (1100—1500). S+.

Thiudium philibertii Limpr. — редко. 2, 5: на почве в кобрезиевых и моховых тундрах, на скалах. (550—1000).

T. recognitum (Hedw.) Lindb. — единично. 1: на почве в кустарничковой тундре. (900).

Timmia austriaca Hedw. — очень часто. 1, 3, 4, 5, 6, 7: на почве, камнях и в расщелинах камней в тундрах, луговинах, кедровых стлаников, лиственничных редколесьях, на скалах, курумниках, нарушенных местообитаниях, по берегам ручьев. (220—1300).

Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske — очень часто. 1, 5, 6, 7: на почве, в моховых, заболоченных и кустарничковых тундрах. Содоминирует. (900—1400).

***Tortella alpicola* Dixon — редко. 7: на камнях в тополевом редколесье и на лавовом поле; в расщелинах камней лавового останца. (570—670).

T. arctica (Arnell) Crundw. et Nyholm — редко. 1, 5: на почве в моховых и кустарничково-лишайниковой тундрах с *Myurella julacea*. (1000—1300).

T. fragilis (Hook. et Wilson) Limpr. — спорадически. 1, 5, 6, 7: на почве и камнях в тундрах, луговинах, на скальных выходах, лавовых полях. (570—1530).

T. tortuosa (Hedw.) Limpr. — спорадически. 1, 5, 6, 7: на почве и камнях в тундрах, на луговине, скалах, лавовых полях, тополевых редколесьях. (570—1400).

**Tortula hoppeana* (Schultz) Ochyra — редко. 5, 6: на обнаженной почве в тундрах, на луговине и на скалах с *Bryum archangelicum*. (1000—1240). S+.

***T. leucostoma* (R. Brown) Hook. s. l. — единично. 5: в расщелинах скал. (1250). S+.

T. mucronifolia Schwaegr. — редко. 1: на камнях в кедровом стланике и на почве пионерной группировки. (1050).

T. obtusifolia (Schwaegr.) Mathieu — единично. 1: на камне лавового останца. (1076). S+.

T. systylia (Schimp.) Lindb. — редко. 5: на почве среди скал и на луговине. (1050). S+.

**Trematodon ambiguus* (Hedw.) Hornsch. — единично. 5: в расщелинах скал. (1260). S+.

Warnstorfia exannulata (B. S. G.) Loeske — редко. 1, 5: на почве и в воде по берегам ручья и озера; в мочажинах заболоченных тундр. (980—1330).

W. sarmentosa (Wahlenb.) Hedenaes — часто. 1, 5, 6: в мочажинах заболоченных и моховых тундр; по берегам и в руслах ручьев; на переувлажненной почве нивальных луговин. Местами обилен. (1000—1619).

Weissia controversa Hedw. — единично. 5: на почве на луговине. (1050). S+.

***W. edentula* Mitt. — единично. 5: на обнаженной почве среди скал с *Encalypta rhaptocarpa*. (1050). S+.

Всего для Ключевского парка было выявлено 274 вида и 9 разновидностей мхов. Новыми для этой территории являются 101 таксон, из которых 28 — новые для п-ова Камчатка, 9 — новые для севера Дальнего Востока, а *Campylopus schwarzii* — новый для России. Наиболее богаты роды *Bryum*, виды которого предпочитают нарушенные местообитания; *Dicranum*, представители которого являются основными доминантами тундровых сообществ и зеленомошных лесов; *Schistidium* и *Grimmia*, приуроченные к скальным субстратам. Обращает на себя внимание относительно низкая флористическая и ценотическая роль видов родов *Calliergon*, *Sphagnum* и сем. *Mniaceae*, обычно широко распространенных в горных системах севера Голарктики. Их низкую активность в Ключевском парке можно частично объяснить повышенной сухостью вулканических почв, связанную с высокой водопроницаемостью, так как виды перечисленных таксонов тяготеют преимущественно к хорошо увлажненным местообитаниям.

Уровень видового разнообразия мхов в Ключевском парке достаточно высок, что показывает сравнение с таковым в относительно хорошо изученных заповедниках Дальнего Востока. Так, для Уссурийского заповедника известно 217 видов мхов, для о-ва Врангеля — 243, для Сихотэ-Алинского — 192, Буреинского — 278, Зейского — 215 (Игнатов и др., 2004).

Рассмотрим виды, наиболее характерные для исследованной территории. Широко распространены и формируют моховой покров как в зеленомошных лесах, так и в тундрах *Aulacomnium palustre*, *Dicranum majus*, *Hylocomium splendens* s. l., *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*. В зеленомошных лесах обилен *Dicranum polysetum*. В тундрах к числу доминантов относятся также *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum spadiceum*, *Niphotrichum canescens*, *Racomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*, *Tomentypnum nitens*. Несколько меньше ценотическая роль *Abietinella abietina*, *Dicranum bonjeanii*, *D. elongatum*, *D. fuscescens*, *Polytrichastrum alpinum*, *Polytrichum piliferum*, *Niphotrichum ericoides*. Повсеместно встречается, часто обилен, иногда содоминирует в тундрах *Sanionia uncinata*. К числу очень широко распространенных, но необильных видов относятся *Sciuro-hypnum reflexum*, *Ceratodon purpureus*, *Pogonatum urnigerum*, *Pohlia cruda*, *Pohlia nutans*. На каменистых и нарушенных субстратах преимущественно горно-тундрового пояса широко распространены *Andreaea rupestris* s. l., *Arctoa fulvella*, *Bartramia ithyphylla*, *Hymenoloma crispula*, *Distichium capillaceum*, *Isopterygiopsis pulchella*, *Pohlia crudoides*.

Специфику флоры Ключевского парка подчеркивают находки ряда очень редких видов. Впервые для России указывается *Campylopus schwarzii*. На территории бывшего СССР он приводится только для Украины (Савич-Любицкая, Смирнова, 1970; Ignatov et al., 2006). *Campylopus schwarzii* спорадически встречается также в Европе, Британской Колумбии, в Гималаях и Восточной Азии (Nyholm, 1986). Преимущественно на склонах вулканов произрастают 2 вида. Это *Bucklandiella vulcanicola*, ранее известный из единичных находок на островах Хоккайдо и Хонсю в Японии (Frisvoll, 1988). Нахождение этого вида на Камчатке значительно расширяет представления о его ареале и подтверждает его приуроченность к вулканогенным субстратам. Другой вид — *Polytrichastrum sphaerothecium* — отмечался в России в Кроноцком заповеднике на Камчатке, на Южных Курильских островах и Чукотке. Вне России он известен из Японии, Кореи и Китая (Черданцева, 1989; Афонина, 2004). Собран редкий эфемерный вид *Tetradontium repandum*, имеющий дизъюнктивный ареал в северной части Голарктики и известный в России по единичным находкам на Кольском п-ове и на р. Буреи Амурской обл. (Белкина, 2001). Следует подчеркнуть нахождение *Weissia edentula*, который приводился для России только из Амурской обл. (Игнатов и др., 2004; Ignatov et al., 2006). Выявлен ряд очень редких видов, которые были известны в России из Южной Сибири, преимущественно Алтайских гор — *Didymodon gaochienii*, *D. perobtusus*, *Grimmia triformis* (Ignatov et al., 2006). Камчатка — самое северное местонахождение этих видов. С другой стороны, собраны редкие виды преимущественно северного распространения, для которых Камчатский п-ов является южной границей их ареала: *Arctoa andersonii*, *Lyellia aspera* (Ignatov et al., 2006). Кроме того, следует отметить находки таких редких видов, как *Grimmia fuscolutea*, *G. torquata*, *Leptodontium flexifolium*, *Mielichhoferia mielichhoferiana*, *Schistidium lancifolium*, *Sciuro-hypnum uncinifolium*, *Tortella alpicola*, *Weissia controversa*.

Проведенные исследования показывают, что флора Ключевского парка богата и разнообразна, включает много редких видов, в том числе приуроченных к вулканогенным субстратам.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность за определение ряда сложных образцов О. М. Афониной, М. С. Игнатову, В. И. Золотову, Т. Н. Отнюковой, Г. Я. Украинской, H. Bednarek-Ochyra (Польша), Н. Н. Blom (Норвегия), а также В. Ю. Нешатаевой и М. В. Вяткиной за помощь в организации полевых исследований.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 05-04-48035 и 05-04-48705) и программой «Научные школы НШ-7063.2006.4».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афонина О. М. Конспект флоры мхов Чукотки. СПб., 2004. 259 с.

Белкина О. А. Находка *Tetradontium repandum* (Funck) Schwaegr. (*Musci*) в России // Arctoa. 2001. Т. 10. С. 71—74.

Виноградов В. Н. Современное оледенение районов активного вулканизма. М., 1975. 104 с.

Иванов Б. В. Типы андезитового вулканизма Тихоокеанского подвижного пояса. М., 1990. 213 с.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А., Пронькина Г. А. Мхи // Современное состояние биологического разнообразия на заповедных территориях России. Лишайники и мохообразные. М., 2004. Вып. 3. С. 274—366.

Любимова Е. Л. Камчатка. Физико-географический очерк. М., 1961. 190 с.

Научно-прикладной справочник по климату СССР. Сер. 3. Многолетние данные. Ч. 1—6. Вып. 27. Камчатская область. М., 1970. 104 с.

Нешатаева В. Ю., Вяткина М. П., Нешатаев В. Ю. и др. Горно-тундровая растительность вулканических плато в Ключевской группе вулканов (геоботаническая, бриофлористическая и лихенобиотическая характеристика) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Докл. VI Науч. конф. 29—30 ноября 2005, Петропавловск-Камчатский. Петропавловск-Камчатский, 2006а. С. 108—145.

Нешатаева В. Ю., Чернядьева И. В., Нешатаев В. Ю. Редкие сообщества кобрезии (*Kobresia myosuroides*) в районе Ключевской группы вулканов (Центральная Камчатка) // Бот. журн. 2006б. Т. 91. № 10. С. 70—87.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л., 1970. 824 с.

Соколов И. А. Вулканизм и почвообразование (на примере Камчатки). М., 1973. 224 с.

Черданцева В. Я. Редкие и интересные виды мхов Дальнего Востока СССР // Новости систематики низших растений. 1989. Т. 26. С. 157—159.

Черданцева В. Я., Осипов С. В. К флоре листостебельных мхов (*Musci*) полуострова Камчатка // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 85—92.

Чернядьева И. В. Листостебельные мхи окрестностей ледника Бильченок (Ключевская группа вулканов, полуостров Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. VI Науч. конф. 29—30 ноября 2005, Петропавловск-Камчатский. Петропавловск-Камчатский, 2005. С. 83—87.

Чернядьева И. В. Листостебельные мхи скальных выходов вулканов полуострова Камчатка // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Матер. VII Науч. Междунар. конф. 28—29 ноября 2006, Петропавловск-Камчатский. Петропавловск-Камчатский, 2006. С. 172—175.

Czernyadjeva I. V. A check-list of the mosses of Kamchatka Peninsula (Far East) // Arctoa. 2005. Vol. 14. P. 13—34.

Frisvoll A. A. A taxonomic revision of the *Racomitrium heterostichum* group (*Bryophyta* Grimmiales) in N. and C. America, N. Africa, Europe and Asia // Gunneria, 1988. Vol. 59. 289 p.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1—130.

Mueller H. Die Laubmose Kamschatkas // Hedwigia. 1927. N 67. P. 86—98.

Nyholm E. Illustrated Flora of Nordic Mosses. Fasc. 1. Stockholm, 1986. 72 p.

Persson H. Contribution to the bryoflora of Kamchatka // Rev. bryol. lichénol. 1970. Vol. 37. F. 2. P. 209—221.

SUMMARY

Within the study of the mosses of the nature park «Kljuchevskoi» (Kamchatka Peninsula, Far East), the environs of Ushkovskii and Ostryi Tolbachik volcanoes were studied in 2003—2006. The moss flora includes 274 species and 9 varieties. 101 taxa are new to the park, 28 taxa to Kamchatka Peninsula, *Campylopus schwarzii* is new to Russia. A number of very species was collected, among them being *Polytrichastrum sphaerothecium*, *Tetradontium repandum*, *Weissia edentula*, *Didymadon gaochienii*, *D. perobtusus*, *Grimmia triformis*, and others.

УДК 581.9 (23470.67.03).08 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 11

© С. О. Омарова, К. Ю. Абачев, М. А. Магомедова

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФЛОР ИЗВЕСТНЯКОВЫХ ПЛАТО ВНУТРЕННЕГО ДАГЕСТАНА

S. O. OMAROVA, K. Yu. ABACHEV, M. A. MAGOMEDOVA.
COMPARATIVE ANALYSIS OF LIMESTONE PLATEAU FLORAS
OF THE INNER DAGHESTAN

Дагестанский государственный университет, биологический факультет, кафедра ботаники
367025 Республика Дагестан, Махачкала, ул. М. Гаджиева, 43а
Факс 8(8722)675915
E-mail: botanist@doc.dgu.ru

Поступила 16.01.2006
Окончательный вариант получен 25.04.2007

Дана сравнительная характеристика флор изолированных друг от друга платообразных известняковых поднятий Внутреннего Дагестана — Гунибского, Хунзахского и Кегерского. Установлен видовой состав как совокупной флоры, так и каждого плато в отдельности. Проведенное сравнение флор Гунибского, Хунзахского и Кегерского плато по видовому составу и соотношению десяти ведущих семейств и родов, биоморфных, флороценотических и ареалогических элементов позволяет предположить единое происхождение флор исследуемых территорий. Установлено, что эти территории являются местом локализации большого количества кавказских эндемиков.

Ключевые слова: Дагестан, плато, флористический анализ, генезис флоры.

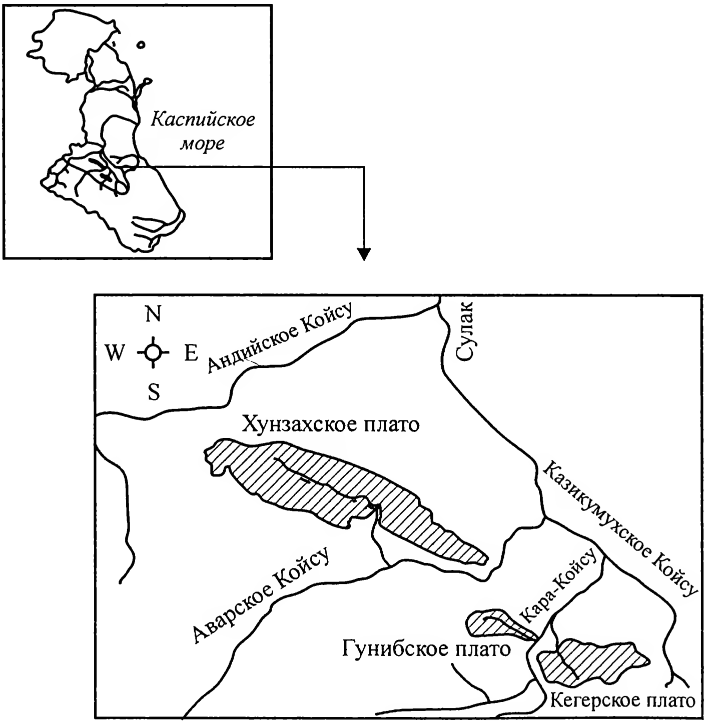
Усилиями разных поколений ботаников флора и растительность Дагестана в большой степени изучена (Кузнецов, 1910; Гроссгейм, 1925, 1936; Львов, 1956). Известны характерные виды растений и типы растительности для разных его зон и поясов. Отмечена оригинальность флоры и растительности, предприняты попытки выяснить генетические связи флоры и растительности Дагестана и других регионов Кавказа (Буш, 1905; Харадзе, 1960; Гагнидзе, 1966, 1974; Тумаджанов, 1971). Важным направлением исследования флоры Дагестана на данном этапе является изучение флоры и растительности локальных территорий и выявление их генетических связей.

Следует отметить, что богатая и разнообразная флора горного Дагестана по сей день остается менее обследованной из-за ее трудной доступности по сравнению с флорой равнинной части. Это касается и флоры известняковых платообразных поднятий Внутреннего Дагестана — Гунибского, Хунзахского и Кегерского. Они, находясь в своеобразной длительной географической изоляции, подобно островным образованиям, наиболее интересны для изучения вопросов формирования флоры и распределения растений.

Природные условия района исследования

Гунибское плато в виде огромного усеченного конуса расположено в северо-западной известняковой части Внутреннего Дагестана (см. рисунок), занимая высоты от 1400 до 2354 м над ур. м., с общей площадью около 36 км^2. Оно окружено со всех сторон недоступными вертикальными, почти отвесными склонами. Средняя годовая температура +8 °С, количество осадков 680 мм в год.

Растительный покров Гунибского плато своеобразен: на северном более влажном склоне верхний ярус гор покрыт субальпийскими и альпийскими лугами, а на нижнем ярусе плато — смешанные леса и березовая роща. Леса покрывают около 190 га земель северного склона в пределах 1400—2100 м над ур. м. Здесь произрастают 3 вида березы: *Betula litwinowii* Doluch., *B. pendula* Roth и *B. raddeana* Trautv. Сообщества с доминированием других видов деревьев встречаются реже. В нижней части плато (1430—1500 м над ур. м.) преобладают *Carpinus caucasica* Grossh., реже *Populus tremula* L., с доминированием в травяном покрове *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Calamagrostis arundinaceae* (L.) Roth, *C. caucasica* Trin., *Polygonatum glaberrimum* C. Koch., *Salvia glutinosa* L. и другие. На этом же высотном уровне, особенно на малодоступных скалистых участках, встречаются *Alnus incana* (L.) Moench., *Tilia cordata* Mill., *Quercus petraea* Liebl., *Ulmus glabra* Huds. На опушках леса встречаются дикорастущие фруктовые деревья — *Malus orientalis* Uglitzk., *Pyrus caucasica* Fed., *Prunus divaricata* Ledeb. и много кустарников из родов *Berberis*, *Juniperus*, *Rhamnus*, *Rosa* и др. Восточные склоны заняты петрофитами. Для таких ценозов характерны *Campanula argunensis* Rupr., *Draba bryoides* DC., *D. mollissima* Stev., *Saxifraga juniperifolia* Adam и другие. На влажных скалах часто встре-



Локализация известняковых плато во Внутреннем Дагестане.

чаются *Parietaria judaica* L., *Asplenium trichomanes* L., *A. ruta-muraria* L. и другие. Нагорно-ксерофитная растительность, отличающаяся сильной разреженностью, широко представлена на южных склонах. Среди ксерофитов много эндемичных видов дагестанского и кавказского корней, причем некоторые из них описаны из этого региона (*Allium gunibicum* Miscz. ex Grossh., *Medicago gunibica* Vass.), другие — из известнякового Дагестана (*Alyssum daghestanicum* Rupr., *Campanula daghestanica* Fomin, *Helianthemum daghestanicum* Rupr., *Medicago daghestanica* Rupr. ex Boiss., *Stipa daghestanica* Grossh. и др.).

Хунзахское плато представляет собой широкую равнину с небольшими холмами. Расположено оно в центральной части горного Дагестана на высоте 1700—2591 м над ур. м. Является самым обширным по площади из всех горных плато Дагестана с общей площадью около 255 км^2 и самой густонаселенной территорией республики (17 населенных пунктов). Климатические условия Хунзахского плато более суровые. Средняя годовая температура равна 6.7 °С. Количество годовых осадков 577 мм в год.

Растительный покров Хунзахского плато имеет ярко выраженные мезофильные черты. Лесов в настоящее время здесь нет. Основные площади плато заняты луговой растительностью, переходящей часто в заболоченные участки с доминированием *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., родов *Carex*, *Juncus*, *Luzula*. Здесь же можно встретить *Caltha palustris* L., *C. polypetala* Hochst., *Parnassia palustris* L., *Ranunculus sceleratus* L. и др. На восточных и юго-восточных склонах встречаются луговые сообщества с сильно выраженными признаками остепнения. В их образовании принимают участие *Koeleria caucasica* (Domin) B. Fedtsch., *Echium rubrum* L., *Filipendula vulgaris* L., *Pulsatilla albana* Bercht. et J. Presl, *Scabiosa caucasica* Bieb. и другие. На южных склонах представлены ассоциации нагорно-ксерофитных сообществ с *Astragalus onobrychis* L., *Linum alexeenkoanum* E. Wulf, *Onobrychis cyri* Grossh., *Salvia canescens* C. A. Mey., *Elytrigia gracillima* Nevski, *Stipa daghestanica* Grossh. и другие. На северных крутых склонах в растительном покрове доминируют злаки *Agrostis giganteum* Roth, *A. tenuis* Sibth., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg. Как примесь попадается *Festuca rupicola* Heuff., изредка *Carex humilis* Leys.

Кегерское плато находится в междуречье рек Казикумухское Койсу и Кара-Койсу на высоте 1375—2241 м над ур. м. (см. рисунок), с общей площадью примерно 55 км^2 и расположено в юго-восточной известняковой части Внутреннего Дагестана. Населенных пунктов на плато в настоящее время только два: Кудали и Кегер, они расположены в его северной, относительно пониженной части. Климат мягкий, сухой, в отличие от других плато за год выпадает менее 300 мм осадков, средняя годовая температура 9.6 °С. Здесь широко распространены сухие луга, переходящие в степные участки, богатые нагорно-ксерофитной и степной растительностью. Большие площади заняты представителями рода *Allium*, в частности *A. albidum* Fisch ex Bess. и *A. saxatile* Bieb., которые на карбонатно-каменистых почвах чередуются с *Fumana procumbens* (Dun) Gren. et Gudr., *Helianthemum nummularium* (L.) Mill. и другие. Нагорно-ксерофитная растительность представлена *Astragalus denudatus* Stev., *A. subuliformis* DC., *Onobrychis cornuta* (L.) Desv., образующих колюче-кустарниковые сообщества. Иногда встречаются злаки *Stipa capillata* L., *S. daghestanica* Grossh., *Phleum nodosum* L., *P. phleiodes* (L.) Karst. и другие. На более развитых почвах травяной покров образован преимущественно представителями опушечной (*Betonica macrantha* C. Koch., *Centaurea salicifolia* Bieb., *Echium maculatum* L.), лугово-степной (*Achillea setaceae* Waldst. et Kit., *Artemisia daghestanica* Krasch. et A. Poretzky, *Astragalus haesitabundus* Lipsky, *Leontodon cauca-*

sicus (Bieb.) Fisch., *Trinia leiogona* B. Fedtsch) и каменисто-степной (*Chenopodium foliosum* Aschers., *Erysimum ibericum* (Adam) DC., *Filago arvensis* L., *Sedum annuum* L., *Vincetoxicum funerbe* Boiss. et Kotschy.) флоры. Леса (березовые и сосновые), как и во всем Внутреннем Дагестане, приурочены к северным склонам. В отличие от лесов Гунибского плато здесь процесс порослевого возобновления протекает интенсивней, хотя в настоящее время лес сильно деградирован в результате вырубок. Хорошо представлен подлесок, в состав которого входят *Cotoneaster krasnovii* Pojark., *C. melanocarpus* Fisch. ex Blytt, *Lonicera iberica* Bieb., *Juniperus oblonga* Bieb., *Rosa canina* L., *R. corymbifera* Borkh., *R. spinosissima* L., *Spiraea hypericifolia* L. и другие. Из древесных пород встречаются виды берез *Betula pendula* Roth, *B. litwinowii* Doluch., а также *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch, *Tilia cordata* Mill. и другие. На плато кроме общераспространенных фруктовых деревьев — яблони, груши, алычи — можно увидеть и абрикосовые сады.

Таким образом, изучаемые платообразные поднятия различаются своими физико-географическими условиями и особенностями растительности.

Материал и методика

Детальные флористические исследования на 3 известняковых платообразных поднятиях Внутреннего Дагестана (Гунибское, Хунзахское и Кегерское) (далее локальные территории) проводились в течение всего полевого сезона с 1998 по 2004 гг. на общей площади около 346 км^2. Во время экспедиций велись дневники полевых фенологических исследований, осуществлялся сбор гербарных образцов растений, закладывались геоботанические площадки, а также фотографировались редкие и эндемичные виды растений и отдельные флороценотипы. Помимо традиционного маршрутного метода с сочетанием метода выборочных проб флоры (Малышев, 1987; Толмачев, 1986; Юрцев, 1987) использовался картографический метод (исследование территории по картам растительности, почв и т. д.), позволивший детально исследовать флору каждого плато, выяснить распределение и частоту встречаемости видов на локальных территориях. За указанный период нами собрано, определено и смонтировано около 3000 образцов растений. Лабораторному анализу с учетом уже имеющегося в фондах гербария было подвергнуто более 4000 гербарных листов. Кроме собственных материалов при составлении списка флоры были использованы материалы Гербариев кафедры ботаники Дагестанского госуниверситета (LENUD), Гербария Горного ботанического сада ДНЦ РАН (Гор БС ДНЦ РАН), а также гербария Кавказского сектора Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). В ходе полевых исследований выделялись временные стационары, от которых предпринимались маршрутные радиальные экскурсии. На Гунибском плато опорным пунктом была Гунибская экспериментальная база ГорБС ДНЦ РАН (1750 м над ур. м.), откуда проводились и выезды на близлежащее Кегерское плато. На Хунзахском плато опорным пунктом было выбрано с. Обода, расположенное в его центральной части. Частота маршрутной сети зависела от размера территории, доступности местности, а также от специальных задач исследования и вклада предшественников.

Сравнительный анализ флоры 3 платообразных поднятий дается на основе статистических обработок и математических формул. При сравнении спектра 10 ведущих семейств и 11 ведущих родов с общей флорой высчитывался коэффициент ранговой корреляции Спирмена на основе предварительно построенных ранжированных рядов для каждой из сравниваемых флор. Вычисления проводились по формуле, принимаемой в случае связанных рангов:

$$r = \rho_S = \frac{4\sum xy - n(n+1)^2}{\sqrt{\left[4\sum x^2 - n(n+1)^2\right]\left[4\sum y^2 - n(n+1)^2\right]}}$$

и несвязанных:

$$r = Ps = \frac{3\left[4\sum xy - n(n+1)^2\right]}{n^3 - n},$$

где x и y — значения рангов одноименных таксонов в структуре двух сравниваемых флор; n — число пар рангов.

Для получения более точной информации о различиях и сходстве видового состава 3 платообразных поднятий, а также при сравнении биоморф и флороценотипов использован коэффициент общности и дифференциации Жаккара (1901), широко применяемый в сравнительной флористике (Шмидт, 1980):

$$K_i = \frac{c}{a + b - c},$$

где a — число видов на одном плато, b — число видов на втором плато, c — число общих для этих 2 плато (последовательно, $a + b - c$ — общее число видов для обоих плато). Причем, чем выше коэффициент общности, тем больше сходные флоры плато (коэффициент колеблется от 0 до 1). При этом $K_i = 0$ означает несовпадение, $K_i = 1$ — полное совпадение флор. Для получения информации по автономности флоры пользовались формулой, предложенной Л. И. Малышевым (1966, 1969), где показатель автономности флоры A представляет собой относительную разницу между фактическим S и расчетным $\hat{S}$ числом видов:

$$A = \frac{S - \hat{S}}{S}.$$

При этом расчетное число видов определяется по эмпирическому квадратному уравнению: $\hat{S} = 314.1 + 0.0045383\ G^2$, где G^2 — число родов (видов) в данной флоре.

Результаты исследования

Детальное флористическое исследование на 3 указанных локальных платообразных поднятиях Внутреннего Дагестана с общей площадью 346 км^2 позволило выявить в совокупности 827 видов дикорастущих сосудистых растений, что составляет $^1/_4$ часть (23.6 %) флоры Дагестана (Лепехина, 2002) и $^1/_7$ (13.8 %) флоры Кавказа (Гроссгейм, 1936). Они относятся к 330 родам и 85 семействам 5 отделов. На отдельных локальных территориях систематическая структура выглядит следующим образом: на Гунибском плато — 657 видов, относящихся к 308 родам из 84 семейств; Хунзахском — 570 видов, 253 родов, 61 семейство; Кегерском — 518 видов, 250 родов, 67 семейств. Из выявленных 827 видов общими для всех указанных платообразных поднятий являются 399 (48.2 %) видов. Некоторые же представлены лишь на 2 плато (124). Нужно заметить, что число общих видов флор Гунибского—Кегерского и Гунибского—Хунзахского плато более или менее одинаково: 54 и 48 соответственно. Во флорах только Хунзахского и Кегерского плато 22 общих вида, что, вероятно, объясняется их большей отдаленностью друг от друга. Среди общих видов встречаются представители всех флороценотипов (на территории Хунзахского плато отсутствует лесной флороценотип, хотя лесные травянистые формы встречаются и здесь). Общими для Гунибского и Хунзахского плато являются в основном луговые, околоводные и нагорно-ксерофитные виды, для Гунибского и Кегерского — представители лесных, кустарниково-опушечных, луговых и нагорно-ксерофильных сообществ; для Хунзахского и Кегерского — нагорно-ксерофитные виды. Уровень видового богатства флоры 3 локальных плато определяется целым комплексом факторов, важнейшими из которых являются характер и изрезанность рельефа, высота над ур. м., состав коренных пород, микроклиматические и эдафические условия. В связи с этим бедность флоры Хунзахского плато (флористическая насыщенность — 2.23 вида) относительно большего по площади по сравнению с другими плато объясняется меньшим разнообразием типов местообитаний из-за более простого мезорельефа. Оно выражено в меньшей изрезанности внутренних склонов плато и менее благоприятными микроклиматическими и эдафическими условиями. Напротив, флора Гунибского плато, у которого более сложное геоморфологическое устроение с резко выраженными типами местообитаний, несмотря на меньшую площадь, имеет наибольшую флористическую насыщенность (18.25 на единицу площади). По видовому составу как в совокупной флоре локальных территорий, так и в отдельности на каждом плато, доминирует отдел *Magnoliophyta*, на долю которого приходится 98.3 % (813 вида), остальные 3 отдела споровых и отдел голосеменных растений вместе взятых составляют всего 1.7 % (14 вида). Такое соотношение характерно для флоры Кавказа (Гроссгейм, 1936) и Голарктики в целом (Тахтаджян, 1978). *Magnoliopsida* преобладает над *Liliopsida* по видовому и родовому составу более чем в 4 раза, что считается нормальным для флоры Дагестана и Кавказа (Лепехина, 2002). Класс *Magnoliopsida* включает 65 семейств (76.5 %). Из них 46 семейств (54.1 %) являются общими для флор всех 3 плато. Семейства, относящиеся к *Magnoliopsida*, распределены на платообразных поднятиях следующим образом: на Гунибском плато — 64, Хунзахском — 50 и Кегерском — 52. Интересно отметить, что виды семейств водно-болотного комплекса — *Parnassiaceae*, *Tamaricaceae* — встречаются лишь на Гунибском и Хунзахском плато, а *Aspidiaceae*, *Asparagaceae*, *Berberidaceae*, *Betulaceae*, *Caprifoliaceae*, *Cucurbitaceae*, *Oleaceae*, *Pinaceae* и *Tiliaceae* — представители древесной и кустарниковой флоры — на Гунибском и Кегерском.

Отделы *Lycopodiophyta* и *Equisetophyta* флоры 3 локальных территорий содержат по 1 семейству (*Selaginellaceae* и *Equisetaceae*). Сем. *Equisetaceae* встречается на всех плато, *Selaginellaceae* — только во флоре Гунибского.

Отдел *Polypodiophyta* объединяет 7 семейств одного класса: *Aspidiaceae*, *Aspleniaceae*, *Athyriaceae*, *Pteridiaceae*, *Ophioglossaceae*, *Polypodiaceae*, *Woodsiaceae*. Все они встречаются на Гунибском плато, но отсутствуют на Хунзахском, за исключением *Aspleniaceae* и *Woodsiaceae*. На Кегерском плато присутствуют 4 семейства из данного отдела: *Aspidiaceae*, *Aspleniaceae*, *Athyriaceae*, *Woodsiaceae* и семейства *Cupressaceae* и *Pinaceae* отдела *Pinophyta*. Последние 2 семейства с добавлением *Ephedraceae* встречаются во флоре Гунибского плато, но не обнаружены на Хунзахском.

На долю ведущих 10 семейств (содержащих в общем спектре от 24 до 116 видов) 3 локальных территорий приходится 500 видов, что составляет 60.5 %, т. е. чуть больше половины всей флоры. Такую же картину можно наблюдать по флорам районов Дагестана — 64 % (Лепехина, 2002) и Кавказа — 62.1 % (Гроссгейм, 1936). На исследуемых локальных территориях при сравнении 10 крупных семейств в процентном отношении от количества видов, свойственных каждому плато, лидирует Кегерское плато (64.1 %), затем — Хунзахское (61.2 %) и Гунибское (59.8 %), что находится в соответствии с наиболее благоприятными микроклиматическими и почвенно-литологическими условиями Гунибского плато.

Сем. *Asteraceae*, включающее 116 видов, доминирует в целом во флоре всех 3 плато и на каждом из них в отдельности. Сем. *Fabaceae* с общим количеством видов 74 находится на 2-м месте, что свидетельствует о близости исследуемой флоры со средиземноморской. Сем. *Poaceae* с 72 видами выходит на 3-е место в общем спектре крупных семейств, однако во флоре Гунибского плато это семейство стоит на 2-м месте. Расположение *Poaceae* за *Asteraceae* характерно для флоры Северного Кавказа (Галушко, 1976), а *Fabaceae* — для флоры всего Кавказа (Гроссгейм, 1936). Известно, что в северокавказских флорах *Fabaceae*, как правило, занимает 3—4-е место, причем его роль возрастает с запада на восток. Богатая видовая насыщенность этого семейства во флоре исследуемых 3 локальных территорий связана с высоким полиморфизмом в рода *Astragalus*, *Medicago*, *Trifolium* и других. О средиземноморском влиянии свидетельствует и большая роль *Lamiaceae*: 44 вида, что можно объяснить наличием сухих каменистых, известняковых сообществ на южных склонах территорий исследования, где представители данного семейства находят для себя самые благоприятные условия существования. Участие данного семейства, как и предыдущего, во флоре Северного Кавказа усиливается с запада на восток. Вклад сем. *Rosaceae*, разнообразно представленного во флоре бореальных областей, и в нашем случае довольно высок: 40 видов и 5-е место в спектре. В списке 10 ведущих семейств Хунзахского плато *Rosaceae* вообще не числится, что объясняется отсутствием на данной территории лесных и кустарниковых сообществ, где виды этого семейства доминируют. В спектрах флор Кавказа, особенно в высокогорных его областях и северокавказских регионов, везде высокое положение занимает *Caryophyllaceae* (5—8-е места), что связано с присутствием полиморфизма в родах *Dianthus*, *Gypsophylla*, *Cerastium* и *Silene*. Это семейство в общем спектре (35 видов) во флоре Гунибского плато (27 видов) занимает 6-е место, Кегерского (19 видов) — 8-е, Хунзахского (19) — лишь 10-е, после *Campanulaceae*. Последнее семейство попадает в спектр ведущих только во флоре Хунзахского плато. Обычно во флорах Северного Кавказа *Apiaceae* по численности видов превышает *Scrophulariaceae*. Аналогичную картину можно наблюдать и во флорах платообразных поднятий. Относительное видовое богатство семейств *Scrophulariaceae*, *Brassicaceae*, *Apiaceae* и *Boraginaceae* сближает флору локальных территорий со средиземноморской. Следует отметить, что в северокавказских флорах *Cyperaceae* занимает 9—10-е места в отличие от бореальных (3—4-е места). В нашем исследовании это семейство не входит в десятку крупнейших (возможно, из-за относительной сухости климата района исследования). Следовательно, спектр крупных семейств 3 локальных территорий в общих чертах типичен для кавказских флор, но в то же время обладает рядом особенностей, обусловленных древнесредиземноморским и в меньшей степени бореальным влиянием. Наблюдаемое перемещение в спектрах флоры отдельных плато связано с особенностями в систематической структуре, которая в меньшей степени, чем другие флористические показатели, зависит от площади и неполноты инвентаризации сравниваемых флор. Обладая известной консервативностью, систематическая структура достаточно крупных равновеликих флор в пределах одной и той же флористической области имеет сходный характер. Мелкие флоры, сохраняя характерные для флористической области особенности систематической структуры, в целом отличаются большей изменчивостью флористических спектров (Шмидт, 1974, 1980; Толмачев, 1974, 1986).

Сравнение флоры каждого отдельного платообразного поднятия с совокупной флорой (соотношение 10 ведущих семейств и 11 ведущих родов) с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена (при 5%-м уровне достоверности) свидетельствует о сходстве анализируемых параметров. Причем при сравнении 10 ведущих семейств высокое сходство с совокупной флорой проявляет флора Гунибского плато (0.94), а 11 ведущих родов — Хунзахского (0.92).

На долю 17 средних семейств, объединяющих от 6 до 23 видов, приходится 24.2 % (200 видов). Таких семейств на Гунибском плато — 13, Хунзахском — 14, Кегерском — 12. В 28 мелких семействах (2—5 видов) изучаемых плато зарегистрировано 97 видов (11.7 %). Обнаружено 30 (3.6 %) одновидовых семейств. Это или олиготипные таксоны (*Athyriaceae*, *Woodsiaceae*), или тропические и субтропические семейства (*Amaranthaceae*, *Cannabaceae*, *Elaegnaceae*, *Equisetaceae*, *Fumariaceae*, *Lythraceae*), бедно представленные во флоре Дагестана.

Из 330 родов крупными (10—20 видов) являются 11. Это *Campanula* (20 видов), *Astragalus* и *Carex* (по 17), *Centaurea* (13), *Medicago* и *Trifolium* (по 12), *Veronica* и *Galium* (по 11), *Artemisia*, *Festuca* и *Potentilla* (по 10). На их долю приходится 17.3 % (143 вида). Средних родов (от 6 до 9 видов) — 22. Они включают 149 видов (18.0 %). На долю 126 мелких родов (2—5) приходится 44 % (364 вида). Одновидовых родов во флоре 3 локальных территорий 171 (20.6 % от общего количества видов).

Свидетельством оригинальности флоры является родовой коэффициент (Галушко, 1976), который служит показателем автохтонных и аллохтонных тенденций в развитии флоры и отражает соотношение числа видов в родах. Родовые коэффициенты флор исследуемых локальных территорий (Гунибского плато — 2.1; Хунзахского — 2.3; Кегерского — 2.1) вполне сопоставимы с таковыми для других кавказских и в том числе дагестанских флор, что свидетельствует о формировании флоры платообразных поднятий одновременно с общекавказской. Отрицательные значения коэффициента автономности (Малышев, 1966, 1969) во флорах отдельных плато (от минус 0.06 до минус 0.15) говорят об их формировании как единого целого и лишь последующей изоляции путем горообразовательных прогибов и речных эрозий. Этот факт, подтвержденный проведенными сравнениями, позволяет отнести изучаемые плато к одной единице ботанико-географического районирования (Гроссгейм, 1936; Меницкий, 1991; Муртазалиев, 2004).

Биоморфная структура 3 платообразных поднятий (по системе Раункиера) в убывающем порядке выглядит следующим образом: гемикриптофиты (Hk — 45 %), криптофиты (K — 30.7 %), терофиты (T — 15.2 %), фанерофиты (Ph — 5.3 %), хамефиты (Ch — 3.7 %) и в целом не отличается от таковой для всего Дагестана (Лепехина, 2002), где ведущие позиции занимают многолетние травянистые формы. При некоторых различиях в процентном выражении этот ряд одинаков как для флоры в целом, так и каждого плато в отдельности. Только во флоре Хунзахского плато доля Ph минимальна. Из 827 видов сосудистых растений на долю многолетних травянистых растений приходится 76 % исследуемой флоры. При этом зафиксировано более заметное сходство Hk и K флор Хунзахского и Кегерского плато. По содержанию же T, Ch и Ph более близкими являются флоры Гунибского и Кегерского плато. Многообразие биоформ на исследуемых ограниченных территориях способствует максимальному использованию ими различных экологических ниш.

По совокупности условий обитания виды флоры отнесены к 8 флороценотическим комплексам: луговому (37.8 %), нагорно-ксерофитному (27.6 %), кустарниково-опушечному (21.7 %), сорному (12.1 %), лесному (10.6 %), околоводному (8.3 %), степному (6.9 %), скальному (6.7 %). Процент перекрытия составляет 30.8, т. е. около трети видов флоры платообразных поднятий является экологически пластичными и не обладает строгой приуроченностью к определенному ценозу. При учете только ценотипно верных видов на лидирующие позиции выдвигаются луговые (34.0 %) и нагорно-ксерофитные (32.1 %) флороценотипы. Доли остальных примерно одинаковы, с минимальным участием степного (1.5 % от количества ценотипно верных видов). Луговой флороценотип является лидирующим на всех локальных территориях, но на Гунибском плато он выражен наиболее ярко своей мезоксерофильностью, богатым и разнообразным видовым составом. Луга же Кегерского плато носят ксерофильный оттенок и часто переходят в степи. Минимальное количество видов лугового флороценотипа Хунзахского плато при обширных луговых площадях объясняется однообразием рельефа, с одной стороны, и высоким антропогенным давлением, с другой. Последнее связано с преждевременным скашиванием лугов местным населением (конец июля—начало августа), когда растения не успевают отплодоносить. В связи с этим в фитоценозах луговые однолетние виды практически отсутствуют. Сорные же однолетние виды, сосредоточенные вокруг населенных пунктов, наоборот, во флоре Хунзахского плато преобладают по сравнению с другими. Низкий процент травянистых видов лесных и кустарниково-опушечных сообществ данной территории — результат полного истребления когда-то процветавших здесь лесов. В целом, по результатам проведенного флороценотического анализа, флоры платообразных поднятий можно характеризовать как лугово-нагорно-ксерофитно-опушечные с высоким сходством флороценотипов.

Географический анализ (по системе Портениера, 2000а, в) показывает гетерогенность флоры изучаемой территории. В формировании флоры принимают участие растения, относящиеся к 22 географическим элементам 4 групп: широко распространенной (27.7 %), бореальной (48.6 %), древнесредиземноморской (12.2 %), связующей (11.5 %). Доминирование бореальных видов связано с большим количеством кавказских, эвксинских и кавказско-эвксинских элементов. На их долю приходится 34.6 % от всей исследуемой флоры. Оригинальность и своеобразие флорам платообразных поднятий придает наличие на этой территории 185 видов кавказских эндемиков (22.4 % от общего количества видов). На каждом отдельном плато процент участия кавказских эндемиков в сложении их флор примерно одинаков: во флоре Гунибского плато 23 % (от количества видов данного плато), Хунзахского — 22.5, Кегерского — 21.6 %. Современный ареал этих видов не выходит за пределы Кавказской флористической провинции, и они отнесены нами к Кавказскому и Дагестанскому геоэлементу. Собственных эндемиков на исследуемой территории нет. Произрастающие здесь эндемичные виды неоднородны по своему происхождению, но абсолютное большинство их связано с Главным Кавказским хребтом (евкавказские — 45.4 %, дагестанские — 28.6, албанские — 12.3, центральнокавказские — 7.6, иберийские — 4.3 %). Следовательно, на долю типично кавказских эндемиков приходится абсолютное большинство видов (98.5 % от общего количества эндемиков и 22 % от общего количества видов 3 плато). Только 2 вида (*Alchemilla sericata* Reichenb. ex Bus. и *Rhynchocorys orientalis* L.) имеют малоазийский корень и 1 вид (*Scorzonera biebersteinii* Lipsch.) — туранский. Выявлено 17 палеоэндемиков (32.1 % от количества в районе исследования дагестанских эндемиков). Большинство из них являются нагорными ксерофитами. Некоторые палеоэндемики (*Astragalus fissuralis* Alexeenko, *Campanula daghestanica* Fomin) являются настолько редкими, что известны лишь из нескольких пунктов, в то время как другие (*Alyssum daghestanicum* Rupr., *Campanula andina* Rupr., *Salvia canescens* C. A. Mey., *Silene daghestanica* Rupr., *S. chloropetala* (Willd.) Ehrh.), наоборот, распространены и за пределами Дагестана (Харадзе, 1966).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буш Н. А. Ботаническое путешествие по западному Дагестану // Тр. Петерб. Бот. сада. СПб., 1905. 311 с. (с картой).

Гагнидзе Р. И. Флористические особенности субальпийского высокотравья в области Большого Кавказа // Проблемы ботаники. М.; Л., 1966. Т. 8. С. 30—44.

Гагнидзе Р. И. Ботанико-географический анализ флористического комплекса субальпийского высокотравья Кавказа. Тбилиси, 1974. 226 с.

Галушко А. И. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь, 1976. Вып. 1. С. 5—130.

Гроссгейм А. А. Типы растительности Северной части Нагорного Дагестана. Тифлис, 1925. 68 с.

Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа. Баку, 1936. 257 с.

Кузнецов Н. И. Нагорный Дагестан и значение его в истории развития флоры Кавказа. СПб., 1910. С. 213—260.

Лепехина А. А. Флора и растительность Дагестана. Ботанические факторы Ноосферы. Махачкала, 2002. 352 с.

Львов П. Л. Краткий очерк растительного покрова Дагестана. Махачкала, 1956. С. 95—144.

Малышев Л. И. Количественная характеристика флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1966. С. 163—186.

Малышев Л. И. Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 8. С. 1137—1147.

Малышев Л. И. Современные подходы к количественному анализу и сравнению флор // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Матер. II раб. совещ. по сравнит. флористике. Неринга, 1987. Л., 283 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Муртазалиев Р. А. Карта флористических районов Дагестана // Биологическое разнообразие Кавказа: Матер. VI Междунар. конф. Нальчик, 2004. С. 187—188.

Портениер Н. Н. Методические вопросы выделения географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. 2000а. Т. 85. № 6. С. 76—84.

Портениер Н. Н. Система географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 9. С. 26—33.

Тахтаджян А. Л. Флористические области земли. Л., 1978. 247 с.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 195 с.

Тумаджанов И. И. Ботанико-географические особенности высокогорного Дагестана в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 9. С. 1239—1251.

Харадзе А. Л. Эндемичный, гемиксерофильный элемент высокогорий Большого Кавказа // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. Т. 5. С. 115—126.

Шмидт В. М. Количественные показатели в сравнительной флористике // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 7. С. 929—940.

Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Юрцев Б. А. Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. 296 с.

SUMMARY

Floristic research on the local plateaus in the Inner Daghestan (Gunib, Hunzakh, and Keger) allowed to distinguish 827 species of higher vascular plants 330 genera and 85 families. The flora of Gunib Plateau is represented by 657 species, of Hunzah by 570, of Keger by 518. 399 species are common for all the plateaus studied. 60.5 % (500 species) belong to 10 big families, with 24 to 116 species.

The comparisons of the flora of each separate plateau with the generalized flora by ratio of 10 leading families and 11 leading genera, using Spearman's rank correlation coefficient with 5 % significance level, showed the confidence of the analyzed parameters. The resemblance of the specific structure of 3 plateaus revealed on the base of Jacquard's generality and differentiation coefficient, states the genetic affinity of the local floras compared, with the most closely located Gunib and Keger Plateaus demonstrating the highest resemblance (0.99). The comparison of the floras of Gunib, Hunzah and Keger Plateaus by the composition and share of life forms, florocoenotic and geographic elements also allows to conclude about the common origin of the studied floras.

185 Caucasian endemics are recorded in the area under research. The difference of the floras has apparently resulted from geographical isolation and differentecological effects.

УДК 581.524 : 581.55 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 11

© Е. Н. Журавлева, В. С. Ипатов

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В ЗАБОЛОЧЕННЫХ СОСНОВЫХ ЛЕСАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ. 3. КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

E. N. ZHURAVLEVA, V. S. IPATOV. INTERRELATIONS BETWEEN PLANT SPECIES IN BOGGY PINE FORESTS IN THE NORTH-WESTERN RUSSIA. 3. THE QUANTITATIVE VARIABILITY

Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
Тел./факс (812) 328-14-72
E-mail: ipatov@gs.bio.pu.ru

Поступила 16.04.2007

Исследованы взаимоотношения видов травяно-кустарничкового и мохового покрова в заболоченных сосновых лесах. В среднем 30 % факториального варьирования вызвано взаимодействием видов друг с другом, 44 % определяется экологическими факторами, формируемыми древостоем. Установлены разные типы реакций видов растений на воздействия вида-партнера: изживание и адаптация.

Ключевые слова: взаимоотношения, экологические факторы, заболоченные сосняки.

В наших предыдущих работах было показано как влияние экологических факторов, формируемых древостоем, на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов (Журавлева, Ипатов, 2005а), так и взаимоотношения видов при альтернативной изменчивости (при учете их присутствия и отсутствия на мелких учетных площадках) (Журавлева, Ипатов, 2005б). В настоящей работе анализируются взаимоотношения видов на основе проективного покрытия и расчета силы влияния видов друг на друга.

Материал и методика

Исследования проводились в пределах Ленинградской обл. и Южной Карелии. На 10 участках изучались сосняки чернично-сфагновые, кустарничково-сфагновые и осоково-сфагновые. Сосняки разновозрастные, возраст деревьев от 40 до 200 лет, высота 12—20 м, средняя длина окружности ствола на уровне груди 68 см. Сомкнутость древесного полога 0.5—0.8, средняя сквозистость полога от 50 до 65 %. Моховой покров образует сплошной ковер — среднее проективное покрытие мхов составляет 77 %. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса колеблется от полного его отсутствия до 85 % (максимум), среднее значение — 30 %. Для каждого участка сделано полное геоботаническое описание.

На каждом участке закладывались сплошные трансекты из площадок 0.1 м^2 таким образом, чтобы они пересекали все элементы микрорельефа и пятна напочвенного покрова. Всего учтено 2700 площадок. На каждой площадке определялось проективное покрытие мхов, трав и кустарничков, измерялась освещенность с помощью сквозистомера (Ипатов и др., 1979), указывались относительная высота микрорельефа и длина окружности ствола дерева, а также определялась плотность корневой сетки с помощью протыкания почвы спицей. В результате мы получили 5 параметров, отражающих влияние древостоя на растительность нижних ярусов: сквозистость древесного полога, сквозистость полога в зените, относительная высота микрорельефа, окружность ствола дерева и насыщенность почвы корнями. Сквозистость определялась на высоте 30 см по 5 направлениям и в зените. Высота микрорельефа определялась относительно преобладающей «фоновой» поверхности участка. Все микроповышения относительно этого условного нулевого уровня получали знак «+», а понижения — знак «–». Насыщенность почвы корнями растений учитывалась путем протыкания почвы спицей. Число случаев, когда спица натыкалась на корень, выражалось в процентах. Эти параметры определялись для каждой из 2700 площадок. Для площадок, примыкающих непосредственно к стволу дерева, указывалась длина его окружности (339 измерений). Площадки, расположенные вблизи деревьев, не охваченных трансектой, не учитывались.

Перечень учтенных видов, их встречаемость, среднее и максимальное значение проективного покрытия на учетных площадках приведены в табл. 1. Из анализа исключены виды с низкой встречаемостью (меньше 0.02) и небольшой амплитудой измерения проективного покрытия, поскольку для них достоверные связи обнаружить не удается.

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость видов, среднее и максимальное проективное покрытие

Виды	Встречаемость	Проективное покрытие, %	
		среднее	максимальное
Sphagnum capillifolium	0.49	43.5	99
S. angustifolium	0.39	34.8	95
Polytrichum commune	0.36	32.1	95
Pleurozium schreberi	0.32	34.8	95
Sphagnum russowii	0.22	21.1	95
S. magellanicum	0.20	31.9	90
S. girgensohnii	0.16	31.9	90
Dicranum polysetum	0.12	15.4	75
Sphagnum centrale	0.07	30.3	90
Aulacomnium palustre	0.04	4.9	35
Dicranum scoparium	0.02	15.3	90
Vaccinium myrtillus	0.48	27.3	85
V. vitis-idaea	0.47	13.9	80
Eriophorum vaginatum	0.36	4.6	80
Carex globularis	0.36	2.8	65
Rubus chamaemorus	0.35	11.9	75
Oxycoccus palustris	0.30	1.7	65
Vaccinium uliginosum	0.19	16.0	70
Empetrum nigrum	0.17	5.9	35

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Встречаемость	Проективное покрытие, %	
		среднее	максимальное
Ledum palustre	0.13	7.5	45
Melampyrum pratense	0.13	1.4	10
Chamaedaphne calyculata	0.08	3.7	30
Carex cinerea	0.06	9.7	80
Juncus filiformis	0.06	7.0	75
Carex nigra	0.06	5.4	45
Calluna vulgaris	0.04	17.9	60
Andromeda polifolia	0.04	2.5	20
Avenella flexuosa	0.03	1.5	15
Trientalis europaea	0.02	2.2	10

Примечание. Виды со встречаемостью менее 0.02 и максимальным проективным покрытием менее 10 %: *Calamagrostis neglecta*, *Carex rostrata*, *Comarum palustre*, *Dactylorhiza maculata*, *Equisetum palustre*, *Equisetum sylvaticum*, *Eriophorum latilofium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Luzula pilosa*, *Lycopodium clavatum*, *Maianthemum bifolium*, *Orthilia secunda*, *Oxycoccus microcarpus*, *Pyrola minor*, *Dicranum majus*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum strictum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sphagnum squarrosum*, *S. wulfianum*.

Для определения силы влияния видов друг на друга использован квадрат корреляционного отношения — η^2 (Плохинский, 1961), при этом учтены только те площадки, на которых значения проективного покрытия вида отличаются от нуля. Квадрат корреляционного отношения представляет собой долю факториального варьирования признака (у нас — проективное покрытие вида) от общего варьирования признака. При необходимости эту величину можно выразить в процентах (v).

Корреляционные отношения имеют двусторонний характер. При изучении связи 2 видов А и В мы имеем η^2A/B (влияние вида В на А) и η^2B/A (влияние вида А на В). Существенной оценкой влияния является характер регрессии, т. е. изменение проективного покрытия вида при увеличении значений фактора или проективного покрытия другого вида. Характер регрессии выражается в тренде. Тренд регрессии может быть положительным (+), отрицательным (–), сначала увеличиваться, потом уменьшаться (+–) или сначала уменьшаться, потом увеличиваться (–+), он также может быть неопределенным (~). Если значения проективного покрытия воздействующего вида в данной выборке значительно меньше максимально возможных, то регрессия будет представлена только восходящей кривой и адаптация может быть ложно интерпретирована как благоприятствование.

В настоящей статье нас также интересует вопрос, каковы были бы регрессии связей между видами, если бы они определялись внешними факторами. Влияние внешних биотопических (экологических) факторов, формируемых в основном древостоем, нами рассматривается в первой статье этой серии (Журавлева, Ипатов, 2005а). Учтенные нами параметры мы соотносим со следующими факторами среды: сквозистость квалифицируется как освещенность; сквозистость в зените — опад и дождевые осадки; насыщенность почвы корнями, окружность дерева и относительная высота микрорельефа — в совокупности как уровень увлажнения, а окружность дерева еще и как показатель плодородия подстилки. Для того чтобы выяснить, чем вызвана связь между видами, их взаимодействием или влиянием внешних факторов, мы используем алгоритм, состоящий из двух этапов. Сначала мы определяем, каков мог быть тренд регрессии связи между видами, если бы она вызывалась каким-либо одним фактором. Например, мы выявили регрессию пары видов под влиянием определенного фактора:

Вид А 18 27 34 46 55 62 (тренд +),
Вид В 32 35 28 24 20 7 (тренд +–).

Для определения возможного тренда регрессии вида А под влиянием вида В перестраиваем ряды в порядке возрастания значений проективного покрытия вида В:

Вид В 7 20 24 28 32 35,
Вид А 62 55 46 34 18 27 (тренд –), т. е. прогнозируемый тренд вида А под влиянием вида В отрицательный.

Для вида В (под влиянием вида А):

Вид А 18 27 34 46 55 62,
Вид В 32 35 28 24 20 7 (тренд +–).

Однако на связь между видами может влиять совокупность внешних факторов. Допустим, обнаружено достоверное влияние на виды 3 факторов, а прогнозируемое влияние вида-партнера на данный вид имеет регрессии:

Фактор 1: 22 21 33 39 40 20 (+),
Фактор 2: 62 51 42 37 25 19 (–),
Фактор 3: 62 55 46 34 27 18 (–),
Совокупный фактор: 49 42 40 37 31 19 (тренд –).

Регрессию определяем, как среднюю.

Таким образом, мы имеем для каждой пары видов значение силы связи и тренд регрессии, а также тренд регрессии, прогнозируемый как возможный под влиянием внешних факторов (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Взаимосвязи между видами

Вид А	Вид В	Тренд регрессии η^2	Прогнозируемый тренд	Интерпретация
Крупные кустарнички				
Vaccinium myrtillus	*Calluna vulgaris*	+–0.15	~	а
Calluna vulgaris	*Vaccinium myrtillus*	+–0.15	+–	э
Vaccinium uliginosum	*Ledum palustre*	–0.37	+–	и
Ledum palustre	*Vaccinium uliginosum*	–0.34	+–	и
Vaccinium uliginosum	*Chamaedaphne calyculata*	+–0.73	~	а
Chamaedaphne calyculata	*Vaccinium uliginosum*	+–0.30	+–	э
Calluna vulgaris	*V. uliginosum*	+–0.30	+–	э
Vaccinium uliginosum	*Calluna vulgaris*	+0.25	~	а
Empetrum nigrum	*Ledum palustre*	–0.19	~	и
Ledum palustre	*Empetrum nigrum*	–0.11	~	и
Empetrum nigrum	*Chamaedaphne calyculata*	–+0.96	~	ф
Chamaedaphne calyculata	*Empetrum nigrum*	+–0.87	+–	э
Calluna vulgaris	*E. nigrum*	–+0.15	+–	ф
Ledum palustre	*Chamaedaphne calyculata*	+0.05	+	э

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид А	Вид В	Тренд регрессии η^2	Прогнозируемый тренд	Интерпретация
Chamaedaphne calyculata	*Ledum palustre*	+−0.06	+	а
Ledum palustre	*Calluna vulgaris*	−0.26	+−	и
Calluna vulgaris	*Ledum palustre*	+−0.26	−+	а
Chamaedaphne calyculata	*Calluna vulgaris*	−0.95	~	и
Calluna vulgaris	*Chamaedaphne calyculata*	−0.96	+	и
Vaccinum myrtillus	*Vaccinium uliginosum*	+−0.06	−	а
V. uliginosum	*V. myrtillus*	−0.07	~	и
V. myrtillus	*Empetrum nigrum*	−0.02	~	и
Empetrum nigrum	*Vaccinium myrtillus*	−+0.08	+−	ф
Vaccinium myrtillus	*Ledum palustre*	+−0.32	~	а
V. myrtillus	*Chamaedaphne calyculata*	−0.16	~	и
Мелкие кустарнички и травы				
Vaccinium vitis-idaea	*Andromeda polifolia*	+−0.04	~	а
Andromeda polifolia	*Vaccinium vitis-idaea*	+−0.18	~	а
Vaccinium vitis-idaea	*Carex globularis*	−0.02	~	и
Carex globularis	*Vaccinium vitis-idaea*	−0.01	+−	и
Vaccinium vitis-idaea	*Rubus chamaemorus*	−0.03	~	и
Rubus chamaemorus	*Vaccinium vitis-idaea*	−0.04	~	и
Vaccinium vitis-idaea	*Eriophorum vaginatum*	+−0.09	+−	э
Eriophorum vaginatum	*Vaccinium vitis-idaea*	+−0.06	−+	а
Vaccinium vitis-idaea	*Melampyrum pratense*	−0.02	~	и
Melampyrum pratense	*Vaccinium vitis-idaea*	+−0.07	+	а
Vaccinium vitis-idaea	*Carex nigra*	+−0.11	~	а
Carex nigra	*Vaccinium vitis-idaea*	−0.04	−+	и
Oxycoccus palustris	*V. vitis-idaea*	−0.02	~	и
Andromeda polifolia	*Oxycoccus palustris*	+−0.28	~	а
Eriophorum vaginatum	*Andromeda polifolia*	+−0.14	+−	э
Andromeda polifolia	*Eriophorum vaginatum*	+−0.11	~	а
Vaccinium vitis-idaea	*Juncus filiformis*	+−0.21	~	а
Juncus filiformis	*Vaccinium vitis-idaea*	−0.11	~	и
Oxycoccus palustris	*Rubus chamaemorus*	+−0.02	~	а
Rubus chamaemorus	*Andromeda polifolia*	+−0.14	+−	э
Carex nigra	*Oxycoccus palustris*	+−0.05	~	а
Vaccinium vitis-idaea	*Carex cinerea*	−0.09	+−	и
Carex cinerea	*Vaccinium vitis-idaea*	−0.64	−+	и
Juncus filiformis	*Oxycoccus palustris*	+−0.06	~	а
Vaccinium vitis-idaea	*Avenella flexuosa*	−0.08	~	и
Avenella flexuosa	*Vaccinium vitis-idaea*	+−0.11	−+	а
Vaccinium vitis-idaea	*Trientalis europaea*	−+0.13	+−	ф
Trientalis europaea	*Vaccinium vitis-idaea*	−0.25	~	и
Carex globularis	*Oxycoccus palustris*	+−0.06	+	а
Oxycoccus palustris	*Carex globularis*	+−0.09	+−	э
Avenella flexuosa	*Trientalis europaea*	+−0.16	~	а
Trientalis europaea	*Avenella flexuosa*	−0.01	+−	и
Rubus chamaemorus	*Carex nigra*	+−0.16	+−	э
Carex nigra	*Rubus chamaemorus*	−0.14	~	и
C. globularis	*Eriophorum vaginatum*	+−0.21	+−	а
Eriophorum vaginatum	*Carex globularis*	+−0.09	~	а
Carex globularis	*Juncus filiformis*	+−0.24	~	а
Juncus filiformis	*Carex globularis*	+−0.05	~	а

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид А	Вид В	Тренд регрессии η^2	Прогнозируемый тренд	Интерпретация
Eriophorum vaginatum	*Rubus chamaemorus*	+−0.03	−+	а
Rubus chamaemorus	*Eriophorum vaginatum*	+−0.02	~	а
Melampyrum pratense	*Carex nigra*	+−0.29	+	а
Carex nigra	*Melampyrum pratense*	−+0.03	+−	ф
Andromeda polifolia	*M. pratense*	+−0.14	~	а
Eriophorum vaginatum	*Oxycoccus palustris*	+−0.06	−+	а
Oxycoccus palustris	*Eriophorum vaginatum*	+−0.04	~	а
O. palustris	*Carex cinerea*	+0.48	~	а
Carex cinerea	*Eriophorum vaginatum*	+−0.90	~	а
C. globularis	*Avenella flexuosa*	−0.01	~	и
Avenella flexuosa	*Carex globularis*	−0.01	~	и
Carex globularis	*Melampyrum pratense*	−+0.05	~	ф
C. nigra	*Carex globularis*	−0.25	~	и
C. cinerea	*C. globularis*	+−0.62	~	а
Eriophorum vaginatum	*Juncus filiformis*	+−0.62	+−	э
Carex nigra	*J. filiformis*	−0.13	+−	и
Juncus filiformis	*Carex nigra*	−0.04	~	и
Carex globularis	*Rubus chamaemorus*	−0.02	~	и
Melampyrum pratense	*R. chamaemorus*	−0.04	+	и
Juncus filiformis	*R. chamaemorus*	−0.15	+	и
Melampyrum pratense	*Juncus filiformis*	−0.31	+−	и
Juncus filiformis	*Melampyrum pratense*	−0.03	+−	и
Крупные кустарнички—мелкие кустарнички и травы				
Eriophorum vaginatum	*Chamaedaphne calyculata*	+−0.24	~	а
Chamaedaphne calyculata	*Eriophorum vaginatum*	+−0.08	~	а
Eriophorum vaginatum	*Calluna vulgaris*	−0.11	~	и
Calluna vulgaris	*Eriophorum vaginatum*	−0.07	+−	и
Vaccinium myrtillus	*Trientalis europaea*	−0.09	+−	и
Trientalis europaea	*Vaccinium myrtillus*	−+0.8	~	ф
Vaccinium myrtillus	*Carex cinerea*	−0.25	~	и
Carex cinerea	*Vaccinium myrtillus*	−0.29	+−	и
Melampyrum pratense	*V. uliginosum*	+−0.13	+−	э
Vaccinium uliginosum	*Melampyrum pratense*	−+0.07	~	ф
Empetrum nigrum	*M. pratense*	+−0.22	+−	э
Melampyrum pratense	*Empetrum nigrum*	+0.17	+−	а
M. pratense	*Ledum palustre*	−0.05	+	и
Ledum palustre	*Melampyrum pratense*	−0.02	~	и
Carex globularis	*Chamaedaphne calyculata*	+−0.08	+−	э
Chamaedaphne calyculata	*Carex globularis*	−+0.21	+	ф
C. calyculata	*Andromeda polifolia*	+−0	~	а
Rubus chamaemorus	*Chamaedaphne calyculata*	+0.89	+	э
Chamaedaphne calyculata	*Rubus chamaemorus*	−+0.51	+−	ф
Rubus chamaemorus	*Calluna vulgaris*	+−0.27	+−	э
Calluna vulgaris	*Rubus chamaemorus*	−+0.18	+−	ф
Vaccinium myrtillus	*Carex globularis*	−0.01	~	и
V. myrtillus	*Eriophorum vaginatum*	−0.03	~	и
V. myrtillus	*Melampyrum pratense*	−+0.02	~	ф
V. myrtillus	*Avenella flexuosa*	−0.11	~	и
V. uliginosum	*Carex nigra*	−0.21	+−	и
Juncus filiformis	*Vaccinium uliginosum*	−+0.13	~	ф

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид А	Вид В	Тренд регрессии η²	Прогнозируемый тренд	Интерпретация
Carex nigra	*V. myrtillus*	−0.42	+−	и
Vaccinium uliginosum	*Carex globularis*	−0.09	+	и
Carex globularis	*Calluna vulgaris*	+−0.63	+	а
Melampyrum pratense	*Chamaedaphne calyculata*	−0.1	~	и
Calluna vulgaris	*Melampyrum pratense*	+−0.26	~	а
Eriophorum vaginatum	*Empetrum nigrum*	−+0.05	~	ф
Empetrum nigrum	*Eriophorum vaginatum*	+−0.04	+−	э
Eriophorum vaginatum	*Ledum palustre*	−+0.11	−+	ф
Ledum palustre	*Eriophorum vaginatum*	+−0.14	+	а
Vaccinium vitis-idaea	*Ledum palustre*	−0.04	+−	и
Ledum palustre	*Vaccinium vitis-idaea*	−0.07	+−	и
Chamaedaphne calyculata	*V. vitis-idaea*	−+0.09	~	ф
Vaccinium vitis-idaea	*Calluna vulgaris*	+−0.27	~	а
Calluna vulgaris	*Vaccinium vitis-idaea*	+−0.37	+−	э
Vaccinium vitis-idaea	*V. uliginosum*	−0.07	+	и
V. uliginosum	*V. vitis-idaea*	+−0.06	+−	э
V. vitis-idaea	*Empetrum nigrum*	−0.11	+	и
Empetrum nigrum	*Vaccinium vitis-idaea*	−0.05	+	и
Vaccinium myrtillus	*V. vitis-idaea*	−0.07	~	и
V. vitis-idaea	*V. myrtillus*	−0.05	+−	и
Chamaedaphne calyculata	*Oxycoccus palustris*	+−0.1	~	а
Ledum palustre	*Andromeda polifolia*	+−0.13	~	а
Carex globularis	*Ledum palustre*	+0.11	+	э
Vaccinium myrtillus	*Rubus chamaemorus*	−0.02	~	и
Ledum palustre	*R. chamaemorus*	+−0.26	~	а
Oxycoccus palustris	*Calluna vulgaris*	+−0.12	~	а
Calluna vulgaris	*Oxycoccus palustris*	−+0.03	+−	ф
Oxycoccus palustris	*Vaccinium uliginosum*	+−0.1	+−	э
Vaccinium uliginosum	*Oxycoccus palustris*	+−0.0	+−	э
Oxycoccus palustris	*Empetrum nigrum*	−+0.06	~	ф
Empetrum nigrum	*Oxycoccus palustris*	+−0.04	−+	а
Calluna vulgaris	*Andromeda polifolia*	+−0.28	+−	э
Andromeda polifolia	*Calluna vulgaris*	−+0.52	~	ф
Vaccinium myrtillus	*Oxycoccus palustris*	−0.05	+−	и
Oxycoccus palustris	*Vaccinium myrtillus*	−0.08	~	и
Vaccinium myrtillus	*Andromeda polifolia*	−+0.05	~	ф
V. uliginosum	*A. polifolia*	+−0.04	+−	э
Andromeda polifolia	*Empetrum nigrum*	+−0.22	~	а

Связи между видами травяно-кустарничкового яруса и группами видов мхов

Сфагновые мхи I	*Chamaedaphne calyculata*	+−0.04	+−	э
Сфагновые мхи I	*Ledum palustre*	−0.17	~	и
Ledum palustre	Сфагновые мхи I	+−0.24	~	а
Сфагновые мхи I	*Empetrum nigrum*	+−0.06	~	а
Сфагновые мхи I	*Calluna vulgaris*	−+0.27	+−	ф
Oxycoccus palustris	Сфагновые мхи I	−+0.01	+−	ф
Сфагновые мхи I	*Oxycoccus palustris*	+−0.04	~	а
Rubus chamaemorus	Сфагновые мхи I	−+0.11	+−	ф
Сфагновые мхи I	*Rubus chamaemorus*	−0.09	~	и
Carex globularis	Сфагновые мхи I	+−0.38	~	а

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид А	Вид В	Тренд регрессии η^2	Прогнозируемый тренд	Интерпретация
Сфагновые мхи I	*Eriophorum vaginatum*	−0.04	~	и
Сфагновые мхи I	*Carex cinerea*	−0.07	+−	и
Vaccinium uliginosum	Сфагновые мхи II	+−0.16	~	а
Сфагновые мхи II	*Ledum palustre*	+−0.10	~	а
Сфагновые мхи II	*Vaccinium myrtillus*	−0.1	~	и
Vaccinium myrtillus	Сфагновые мхи II	−0.14	+−	и
Сфагновые мхи II	*Empetrum nigrum*	−0.02	+−	и
Vaccinium myrtillus	*Polytrichum commune*	−0.08	−+	и
Polyrtichum commune	*Vaccinium myrtillus*	−+0.1	~	ф
P. commune	*Empetrum nigrum*	−0.04	+−	и
P. commune	*Calluna vulgaris*	−0.5	+	и
Vaccinium vitis-idaea	*Polytrichum commune*	−0.07	~	и
Polytrichum commune	*Vaccinium vitis-idaea*	−0.05	~	и
P. commune	*Oxycoccus palustris*	−+0.05	~	ф
Oxycoccus palustris	*Polytrichum commune*	+−0.08	~	а
Polytrichum commune	*Rubus chamaemorus*	+−0.03	+−	э
Rubus chamaemorus	*Polytrichum commune*	+−0.11	~	а
Polytrichum commune	*Carex nigra*	+−0.05	+−	э
P. commune	*Eriophorum vaginatum*	−0.04	~	и
Eriophorum vaginatum	*Polyrtichum commune*	−0.04	~	и
Polytrichum commune	*Carex cinerea*	−0.1	~	и
Trientalis europaea	*Polytrichum commune*	−0.59	~	и
Polytrichum commune	*Juncus filiformis*	−0.23	+−	и
Juncus filiformis	*Polytrichum commune*	−0.39	~	и
Empetrum nigrum	Сфагновые мхи II	+−0.13	+−	э
Сфагновые мхи II	*Calluna vulgaris*	+−0.10	+−	э
Сфагновые мхи II	*Vaccinium vitis-idaea*	−+0.08	~	ф
Vaccinium vitis-idaea	Сфагновые мхи II	−0.09	+−	и
Oxycoccus palustris	Сфагновые мхи II	+−0.14	~	а
Andromeda polifolia	Сфагновые мхи II	−+0.27	~	ф
Сфагновые мхи II	*Rubus chamaemorus*	−+0.02	+	ф
Rubus chamaemorus	Сфагновые мхи II	+−0.09	+−	э
Сфагновые мхи II	*Carex nigra*	−+0.09	~	ф
Сфагновые мхи II	*C. globularis*	−0.05	~	и
Carex globularis	Сфагновые мхи II	+−0.21	~	а
Сфагновые мхи II	*Melampyrum pratense*	−0.02	+	и
Сфагновые мхи II	*Carex cinerea*	+−0.13	−+	а
Carex cinerea	Сфагновые мхи II	+−0.21	~	а
Trientalis europaea	Сфагновые мхи II	+−0.32	−	а
Сфагновые мхи II	*Juncus filiformis*	+−0.17	+	а
Juncus filiformis	Сфагновые мхи II	+0.32	+−	б
Polytrichum commune	*Vaccinium uliginosum*	−0.03	+−	и
P. commune	*Chamaedaphne calyculata*	−0.09	−+	и
P. commune	*Ledum palustre*	+−0.13	~	а
Зеленые мхи	*Vaccinium uliginosum*	+−0.09	+	а
Vaccinium uliginosum	Зеленые мхи	+−0.13	~	а
Зеленые мхи	*Chamaedaphne calyculata*	+−0.08	+−	а
Chamaedaphne calyculata	Зеленые мхи	+−0.54	+−	а
Зеленые мхи	*Ledum palustre*	−0.11	+−	и
Vaccinium myrtillus	Зеленые мхи	+−0.08	~	а
Зеленые мхи	*Calluna vulgaris*	+0.30	+	э

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

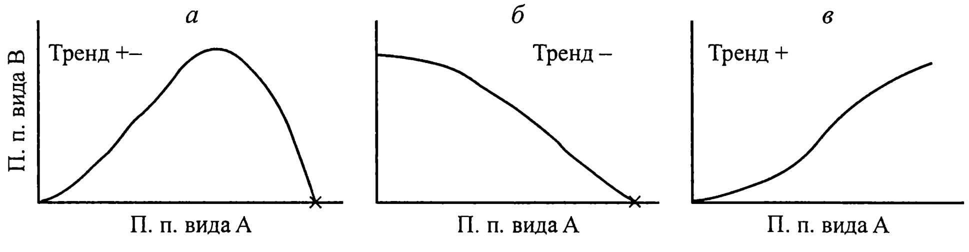
Вид А	Вид В	Тренд регрессии η^2	Прогнозируемый тренд	Интерпретация
Зеленые мхи	*Empetrum nigrum*	−0.02	+	и
Vaccinium vitis-idaea	Зеленые мхи	+−0.13	−+	а
Зеленые мхи	*Oxycoccus palustris*	+−0.02	~	а
Зеленые мхи	*Carex nigra*	−+0.19	+−	ф
Carex nigra	Зеленые мхи	+−0.38	~	а
Avenella flexuosa	Зеленые мхи	−+0.89	~	ф
Зеленые мхи	*Carex globularis*	+−0.01	−+	а
Eriophorum vaginatum	Зеленые мхи	+−0.06	~	а
Melampyrum pratense	Зеленые мхи	−+0.28	~	ф
Зеленые мхи	*Carex cinerea*	−0.13	+−	и
Carex globularis	Зеленые мхи	+−0.11	+−	э
Зеленые мхи	*Rubus chamaemorus*	+−0.04	~	а
Зеленые мхи	*Trientalis europaea*	+−0.06	+−	э
Связи между видами мхов				
Sphagnum capillifolium	*Sphagnum russowii*	−0.3	~	и
S. russowii	*S. capillifolium*	−0.3	−+	и
S. capillifolium	*S. angustifolium*	−0.4	~	и
S. angustifolium	*S. capillifolium*	−0.4	+−	и
S. capillifolium	*S. magellanicum*	+−0.1	~	а
S. magellanicum	*S. capillifolium*	+−0.3	+−	э
S. girgensohnii	*S. capillifolium*	−0.6	+−	и
S. capillifolium	*S. centrale*	−0.1	~	и
S. centrale	*S. capillifolium*	−0.2	+−	и
S. angustifolium	*S. russowii*	−0.2	~	и
S. russowii	*S. angustifolium*	−0.1	~	и
S. angustifolium	*S. magellanicum*	+−0.2	+	а
S. magellanicum	*S. angustifolium*	−0.3	+−	и
S. girgensohnii	*S. angustifolium*	+−0.1	+	а
Sphagnum capillifolium	*Pleurozium schreberi*	−0.35	+−	и
Pleurozium schreberi	*Sphagnum capillifolium*	−0.8	+−	и
Sphagnum angustifolium	*Pleurozium schreberi*	−0.2	+−	и
Pleurozium schreberi	*Sphagnum angustifolium*	−+0.18	+−	ф
P. schreberi	*S. magellanicum*	−0.36	+−	и
Sphagnum magellanicum	*Pleurozium schreberi*	−0.29	+−	и
Pleurozium schreberi	*Sphagnum girgensohnii*	−0.27	−	э
Sphagnum girgensohnii	*Pleurozium schreberi*	−0.36	+−	и
Pleurozium schreberi	*Sphagnum centrale*	−0.3	~	и
Sphagnum centrale	*Pleurozium schreberi*	−0.3	+−	и
Pleurozium schreberi	*Sphagnum russowii*	−0.1	~	и
Sphagnum russowii	*Pleurozium schreberi*	−0.1	+−	и
Polytrichum commune	*P. schreberi*	−0.1	+−	и
Pleurozium schreberi	*Polyrtichum commune*	−0.2	~	и
S. russowii	*S. magellanicum*	−0.2	~	и
S. magellanicum	*S. russowii*	−0.1	+−	и
S. russowii	*S. girgensohnii*	−0.3	~	и
S. magellanicum	*S. girgensohnii*	−0.4	+−	и
S. girgensohnii	*S. magellanicum*	−0.3	+−	и
S. girgensohnii	*S. centrale*	−0.3	+−	и
S. centrale	*S. girgensohnii*	−0.4	~	и
S. angustifolium	*S. centrale*	−0.1	+	и

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Вид А	Вид В	Тренд регрессии η^2	Прогнозируемый тренд	Интерпретация
S. centrale	*S. angustifolium*	−0.1	+−	и
S. russowii	*S. centrale*	−0.2	~	и
S. capillifolium	*Polytrichum commune*	−0.3	~	и
Polyrtichum commune	*S. capillifolium*	−0.3	~	и
Sphagnum angustifolium	*Polyrtichum commune*	−0.4	~	и
Polytrichum commune	*S. angustifolium*	−0.5	~	и
Pleurozium schreberi	*Aulacomnium palustre*	−0.19	~	и
Aulacomnium palustre	*Pleurozium schreberi*	−0.1	~	и
Dicranum polysetum	*Pleurozium schreberi*	+−0.19	+−	э
Sphagnum capillifolium	*Dicranum polysetum*	−0.15	+−	и
Dicranum polysetum	*Sphagnum capillifolium*	−0.1	~	и
D. polysetum	*S. angustifolium*	+−0.35	+−	э
D. polysetum	*S. magellanicum*	−+0.2	+−	ф
D. polysetum	*S. girgensohnii*	−0.72	+−	и
D. polysetum	*S. russowii*	−0.2	~	и
Aulacomnium palustre	*Dicranum polysetum*	+−0.3	+−	э
Sphagnum capillifolium	*Aulacomnium palustre*	−0.12	~	э
S. angustifolium	*A. palustre*	+−0.03	~	а
Aulacomnium palustre	*Sphagnum angustifolium*	+−0.2	+−	э
Sphagnum magellanicum	*Aulacomnium palustre*	−+0.11	~	ф
Aulacomnium palustre	*Sphagnum magellanicum*	−0.2	~	и
Sphagnum russowii	*Aulacomnium palustre*	−+0.14	~	ф
Aulacomnium palustre	*Sphagnum russowii*	+−0.2	~	а
Polytrichum commune	*Aulacomnium palustre*	−0.07	~	и

Примечание. Приведены только те пары видов, между которыми обнаружена связь (в каждой строке показано влияние вида А на вид В). Интерпретация связи: и — изживание, б — благоприятствование, а — адаптация, ф — связь вызвана неучтенным фактором, э — связь имеет экологические причины. Сфагновые мхи I — *Sphagnum magellanicum*, *S. centrale*, сфагновые мхи II — *Sphagnum russowii*, *S. girgensohnii*, *S. capillifolium*, *S. angustifolium* и *Aulacomnium palustre*; зеленые мхи — *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomnium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum majus*, *Pohlia nutans*.

Интерпретируем тренд регрессии значений проективного покрытия вида под воздействием другого вида в соответствии с нашей классификацией взаимоотношений между видами (Ипатов, Кирикова, 2000): знак тренда «–» — изживание, «+» — благоприятствование, «+» — адаптация. Схематически это показано на рисунке.



Интерпретации тренда регрессии.

По оси абсцисс — проективное покрытие воздействующего вида; по оси ординат — проективное покрытие вида, испытывающего влияние. х — максимально возможное для данного вида проектирование. *а* -- адаптация, *б* — изживание, *в* — благоприятствование.

Если в данной выборке значения проективного покрытия воздействующего вида значительно меньше максимально возможных, то интерпретация адаптации может быть ложно принята как благоприятствование.

Результаты и обсуждение

Прежде всего отметим, что из 540 сочетаний видов кустарничков, трав и групп видов мхов в 50 % случаев связь не обнаружена. Однако это не означает, что взаимодействие вообще отсутствует. Причиной этого может быть малая частота совместных встреч вида, испытывающего воздействие, и вида, влияющего на него. Нами рассчитаны коэффициенты Дайса, представляющие собой встречаемость вида А по В и В по А (Журавлева, Ипатов, 2005б). Оказалось, что в 50 % случаев совместная встречаемость (коэффициент Дайса) составляет менее 0.11. Это косвенно указывает на причину отсутствия связей.

У кустарничков, трав, групп видов мхов средневзвешенное значение η^2 составляет 0.16 с коэффициентом варьирования $v = 103$ %. Естественно, разброс конкретных данных весьма велик. Это объясняется различной силой влияния видов на соседей, в данном случае связанной со значительно различающимся уровнем проективного покрытия видов (табл. 1). Вызывает удивление исключительно большое значение η^2 у некоторых пар видов с участием *Chamaedaphne calyculata*.[1] Возможно, это вызвано аллелопатией. Сравнительно большое среднее значение η^2 (0.26 при $v = 62$ %) у видов мохового покрова связано, по-видимому, с плотным контактом мхов в их латках. Нас интересует вопрос, как влияет на вид не только отдельно взятый партнер, а совокупность видов, с которыми у него выявлено взаимодействие. При этом следует иметь в виду, что истинное влияние вида должно быть меньше вычисленного, поскольку на его варьирование так же влияет совокупность видов, с которыми он находится во взаимодействиях. Влияние совокупности видов на каждый вид можно было бы определить в многофакторном дисперсионном анализе, оно бы выражалось суммой влияний отдельных видов (при прочих равных условиях) и влияния их сочетаний. У нас выявлены связи каждого вида в среднем с 10 видами. Если рассматривать каждый вид как фактор, разбить его на 3 градации и для каждой из них иметь по 3 площадки с оценкой проективного покрытия вида, испытывающего влияние, то потребуется около 60 000 площадок с присутствием данного вида. У нас каждый вид присутствует (в среднем) на 450 площадках. Это на 2 порядка меньше необходимого для 10-факторного дисперсионного анализа. Очевидно, что провести такой анализ даже на нашем довольно большом материале невозможно. Мы попытались приблизительно определить совокупное влияние видов на конкретный вид (без учета влияния их сочетаний). Выразим вычисленное влияние вида В на А величиной факториального варьирования $\nu_{AB}\,\% = \eta^2_{AB} \times 100$ и обозначим истинное влияние В на А с учетом влияния видов С, D, Е и т. д. как истинное ν_{AB}. Исходим из того, что вычисленное влияние должно последовательно снижаться на величину $\nu_{AB} \times \eta^2_{BC}$, $\nu_{AB} \times \eta^2_{BD}$, $\nu_{AB} \times \eta^2_{BE}$ и т. д. (по числу видов, влияющих на вид В).

$$\text{Истинное } \nu_{AB} = (\nu_{AB} - \nu_{AB} \times \eta^2_{BC}) - (\nu_{AB} - \nu_{AB} \times \eta^2_{BC})\eta^2_{BD} - \ldots$$

$$\text{В общем виде истинное } \nu_{AB} = \nu_{AB}(1 - \eta^2_{BC})(1 - \eta^2_{BD})\ldots$$

---

[1] Латинские названия видов сосудистых растений приведены по Черепанову С. К., 1995; мхов — по Абрамову И. И. и Волковой Л. А., 1998.

Полученные значения истинного ν_{AB}, ν_{AC}, ν_{AE} и т. д. суммируются. Эта сумма и представляет собой совокупное влияние на факториальное варьирование (в процентах от общего варьирования) вида А, т. е. можно определить совокупное влияние на средний (абстрактный) вид всех видов (в среднем), на которые обнаружено воздействие в форме факториального варьирования.

$$\text{Истинное } \nu_{\mathrm{AB}} = \text{средн. } \eta^2 \times 100\ (1 - \text{средн. } \eta^2)''n,$$

где истинное ν_{A} — факториальное варьирование, вызванное совокупностью влияющих на вид А видов; η^2 — среднее значение по всем видам, n — среднее число видов, с которыми обнаружено взаимодействие среднего вида. Подчеркнем, что для расчета средних значений использованы только случаи взаимодействий, а не вообще связей (см. ниже).

Истинное среднее факториальное варьирование под влиянием совокупности видов составило 31 %. Ранее (Журавлева, Ипатов, 2005а) нами было определено совокупное влияние экологических факторов, формируемых древостоем (в среднем 44 %). В итоге оказывается, что 31 + 44 = 75 % факториального варьирования может определяться взаимодействием растений.

Остальные 25 % могут вызываться неучтенными нами факторами, в частности влиянием сочетания видов и некоторым варьированием экотопа (мы объединили в одну выборку 10 участков, экотоп в них сходен, но не тождественен).

Полученный результат имеет принципиальное значение, поскольку указывает на решающую роль в организации фитоценоза системы взаимодействий между видами на разных участках.

Далее проведем анализ регрессий между видами (табл. 3, 4). Всего выявлено 284 связи между видами, что свидетельствует о существовании между ними определенных взаимоотношений. В большинстве случаев связи имеют асимметричный характер. Очевидно, что часть из них могла сформироваться в результате внешних по отношению к этим видам воздействий, а часть быть результатом взаимодейст-

ТАБЛИЦА 3

Различные типы взаимоотношений внутри групп и между группами видов

Группы растений	и, %	а, %	и + а, %	ф + э, %	Всего связей	Всего сочетаний	Связь не выявлена, %
Крупные кустарнички	40	28	68	32	25	30	17
Мелкие кустарнички, травы	40	45	85	15	60	130	54
Крупные кустарнички—мелкие кустарнички, травы	37	22	58	42	65	146	55
Кустарнички, травы	39	32	71	29	150	306	51
Кустарнички, травы — сфагновые мхи I, II	29	35	65	32	34	72	53
Кустарнички, травы — *Polytrichum commune*	65	15	80	20	20	36	44
Кустарнички, травы — зеленые мхи	15	55	70	30	20	36	44
Кустарнички, травы — группы мхов	35	35	70	28	74	144	49
Мхи	73	8	82	18	60	90	33
Кустарнички, травы, мхи	45	28	73	27	284	540	47

Примечание. и — изживание, а — адаптация, ф — связь вызвана неучтенным фактором, э — связь имеет экологические причины.

ТАБЛИЦА 4

Процентное соотношение типов взаимодействий

Группы растений	Изживание	Адаптация	Σn
Крупные кустарнички	59	41	17
Мелкие кустарнички, травы	47	53	51
Крупные кустарнички—мелкие кустарнички, травы	63	37	38
Кустарнички, травы	55	45	106
Кустарнички, травы — группы мхов	50	50	52
Мхи	90	10	49
Кустарнички, травы, мхи	62	38	207

Примечание. Σn — количество взаимодействий.

вия между ними. Внешними воздействиями в нашем случае прежде всего являются экологические факторы, сформированные древостоем, и, возможно, некоторая неоднородность экотопа. Не исключено, что такими внешними для конкретной пары воздействиями могут оказаться и другие виды. По этой причине в табл. 3 и 4 связи (взаимоотношения) разделены на взаимодействия и связи, возникающие под влиянием внешних факторов.

Алгоритм квалификации связей следующий. Если знаки реального и прогнозируемого (см. выше) тренда регрессии не совпадают, то связь относится к категории взаимодействий. При совпадении знаков связь считается вызванной учтенными нами экологическими факторами (в табл. 2 обозначены буквой «э»). Если тренды регрессий совпадают, но тренд реальной регрессии имеет знак «–+», то регрессия считается вызванной каким-то не учтенным нами фактором, возможно влиянием нескольких видов (обозначены «ф»). Среди взаимодействий по знаку тренда выделяем изживание (знак тренда «–», обозначен буквой «и»), адаптацию (+–, «а»), благоприятствование (+, «б»).

Взаимодействия составили 73 % от общего числа связей. При этом доля взаимодействий в нижних ярусах оказалась значительно большей (ярус мелких кустарничков и трав — 85 %, ярус мхов — 82 %). Это может объясняться тем, что верхние ярусы нивелируют влияние внешних факторов. Среди взаимодействий чаще наблюдается изживание (62 %) — табл. 4. Однако распределение изживания и адаптации различается в разных ярусах и в межъярусных взаимодействиях. В кустарничково-травяном покрове изживание наблюдается чаще между видами разных ярусов (63 %), чем внутри верхнего яруса крупных кустарничков и нижнего яруса кустарничков и трав (соответственно 59 и 47 %).

Сопоставим характер взаимодействий в кустарничково-травяном покрове в целом и в ярусе мхов. В моховом покрове 90 % взаимодействий — это изживания, в кустарничково-травяном — 55 %, а между видами кустарничково-травяного яруса и мохового (по группам видов мхов) — 50 %. Б. Н. Норин (1979) установил, что между видами одного яруса всегда имеют место отрицательные взаимодействия (изживание), а у растений разных ярусов встречаются как отрицательные, так и (чаще) двузначные (приспособительные, т. е. адаптационные) взаимодействия. Кроме того, между видами одного яруса зависимость более четкая, чем между видами разных ярусов. Он посчитал такую закономерность всеобщей. Наши данные ей противоречат. В кустарничково-травяном покрове внутри яруса трав и мелких кустарничков изживание и адаптация представлены практически поровну, среди межъярусных взаимодействий существенно преобладает изживание. Теснота же связей различается незначительно. В кустарничково-травяном и моховом ярусах закономерность, указанная Б. Н. Нориным, также нарушается. Если в моховом ярусе действительно преобладают изживания, то в кустарничково-травяном изживание и адаптация представлены практически одинаково и средняя теснота связи (η^2) наибольшая.

Теснота связи между видами кустарничково-травяного яруса и видами разных ярусов одинакова. Дело, по-видимому, не в том, что виды находятся в разных ярусах, а в плотности (в нашем случае — проективном покрытии) ярусов. Чем выше плотность, тем чаще можно ожидать изживания. Косвенно на это указывает то, что проективное покрытие мохового яруса более чем в 2 раза превышает проективное покрытие кустарничково-травяного яруса.

Наши материалы не позволяют объяснить энергетические и вещественные механизмы взаимодействия между видами. Для этого необходимы принципиально иные методы, раскрывающие распределение между видами вещества и энергии и формирования ситуационных условий для потребления ресурсов среды. Для некоторых пар видов мы рискуем предложить некоторые объяснения причин возникновения взаимодействий.

Проведенный анализ показал, что в большинстве случаев взаимоотношения между парами видов имеют асимметричный характер. Из них неблагоприятные взаимодействия составляют абсолютное большинство, а благоприятные встречены всего в единственном случае. Рассмотрим взаимоотношения между видами мохового яруса. Более половины связей между видами мхов (56 %) являются двусторонними отрицательными (взаимное изживание). Причем между видами сфагновых мхов отрицательных связей 83 %, между *Polytrichum commune* и сфагновыми мхами — 100 %, между сфагновыми и зелеными мхами — 56 %. Такая ситуация может объясняться постоянными циклическими изменениями в моховом покрове. Например, постоянное нарастание вверх выпуклых подушек *Sphagnum magellanicum* и *S. centrale* приводит в итоге к подсушиванию их поверхности. Здесь создаются более благоприятные условия (выше температура, лучше воздухопроницаемость) для корней кустарничков и для развития *Pleurozium schreberi*. Если на них не поселяются древесные породы, то со временем такие кочки оседают, *P. schreberi* вновь сменяется сфагновыми мхами (Попов, 2001).

Аналогичная ситуация может складываться и с *Polytrichum commune*, который нарастает вверх быстрее сфагновых мхов и при благоприятных условиях может постепенно их вытеснять. Когда кочки достигают значительной высоты, рыхлые куртины *P. commune* подсыхают и распадаются. Сфагновые мхи постепенно возвращаются и вытесняют *P. commune* (Журавлева, Ипатов, 2003). Вероятно, это является причиной недолговечности существования покрова из *P. commune*.

Кроме того, временное вытеснение одних видов сфагновых мхов другими может происходить при некотором обогащении местообитания азотом в результате небольших пожаров или попадания сточных вод, а также под влиянием опада. Так, олиготрофные виды *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* в результате пожара могут быть временно вытеснены *S. capillifolium* и *S. russowii*. С течением времени, если не произойдет повторного обогащения, олиготрофный вид *S. angustifolium* вновь вытеснит олигомезотрофные *S. capillifolium* и *S. russowii*. На более богатых местообитаниях в результате пожара, наоборот, произойдет обеднение поверхностных слоев, и *S. centrale* и *S. girgensohnii* могут временно смениться на *Sphagnum russowii* и *S. capillifolium* (Попов, 2001).

Далее рассмотрим взаимодействия между травами, кустарничками и группами мхов. Мы разделим мхи на 4 группы: сфагновые мхи I (*Sphagnum magellani-*

cum, *S. centrale*), сфагновые мхи II (*Sphagnum russowii*, *S. girgensohnii*, *S. capillifolium*, *S. angustifolium* и *Aulacomnium palustre*), зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum majus*, *Pohlia nutans*), отдельно мы рассматриваем *Polytrichum commune*. Наибольшее количество отрицательных взаимодействий наблюдается у пар с участием *Polytrichum commune* — 65 %. Кустарнички (*Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*) оказывают на *P. commune* отрицательное влияние, которое, скорее всего, выражается в затенении этого светолюбивого вида. Интересны взаимоотношения *Polytrichum commune* и *Eriophorum vaginatum* — это взаимное изживание. Вероятно, плотные кочки пушицы подавляют развитие *P. commune*, а ковер этого мха, состоящий из тесного переплетения стеблей, создает неблагоприятные условия для развития трав и кустарничков. Исключение представляют *Oxycoccus palustris* и *Rubus chamaemorus*. Эти виды имеют поверхностно расположенные корневища и могут развиваться на моховом ковре с невысоким проективным покрытием *P. commune* (адаптация).

Взаимодействия со сфагновыми мхами у трав и кустарничков составляют 65 %, при этом у пар с участием сфагновых мхов II несколько преобладают приспособительные отношения (адаптация), а у пар со сфагновыми мхами I (*Sphagnum magellanicum* и *S. centrale*) адаптация и изживание встречаются в равных долях. Следует отметить, что единственный, выявленный нами случай благоприятствования во взаимодействиях относится к влиянию сфагновых мхов II на *Juncus filiformis*.

Во взаимодействиях кустарничков и трав с зелеными мхами значительно преобладают адаптационные отношения. Это, вероятно, связано с тем, что рыхлые дернинки зеленых мхов не препятствуют развитию на них трав и кустарничков, они меньше подвержены действию опада, легко переносят затенение.

В травяно-кустарничковом ярусе крупные кустарнички несколько чаще находятся в отрицательных взаимодействиях друг с другом (59 %), чем мелкие кустарнички и травы (47 %). Видимо, это следствие конкуренции за основные ресурсы среды. Например, *Ledum palustre* находится во взаимных отрицательных взаимодействиях с *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum* и *Calluna vulgaris*.

Vaccinium vitis-idaea отрицательно реагирует на присутствие других видов растений травяно-кустарничкового яруса (*Carex globularis*, *Rubus chamaemorus, Oxycoccus palustris*, *Juncus filiformis*, *Carex cinerea*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium myrtillus*).

В заключение можно сделать следующие выводы.

Взаимодействия между видами растений играют решающую роль в организации фитоценоза. Наибольшее количество отрицательных взаимоотношений складывается между видами мохового яруса. Взаимоотношения трав и кустарничков с зелеными мхами значительно чаще имеют приспособительный характер, чем их взаимоотношения с другими группами мхов. *Polytrichum commune* находится в отрицательных взаимодействиях почти со всеми исследованными нами видами трав, кустарничков и сфагновых мхов.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований РФФИ (проект № 06-04-48549).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определение листостебельных мхов Карелии. СПб., 1998. 390 с.

Журавлева Е. Н., Ипатов В. С. Взаимоотношения видов рода *Sphagnum* (*Sphagnaceae*) и *Polytrichum commune* (*Polytrichaceae*) в заболоченных сосновых лесах // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 8. С. 20—27.

Журавлева Е. Н., Ипатов В. С. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах Северо-Запада России. 1. Влияние экологических факторов, формируемых древостоем, на виды мохового и травяно-кустарничкового ярусов // Бот. журн. 2005а. Т. 90. № 5. С. 702—712.

Журавлева Е. Н., Ипатов В. С. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах Северо-Запада России. 2. Альтернативная изменчивость // Бот. журн. 2005б. Т. 90. № 10. С. 1486—1498.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Классификация отношений между растениями в сообществах // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 7. С. 92—100.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. П. Сквозистость древостоев: измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.

Норин Б. Н. Структура растительных сообществ Восточно-европейской лесотундры. Л., 1979. 199 с.

Плохинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961. 364 с.

Попов С. Ю. Методы изучения структуры и динамики растительности. http://bio.1sehtember.ru 2001. № 24, 46.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

Interrelations between species of herb-dwarf-shrub and moss cover in boggy pine forests are investigated. 30 % of small-scale vegetation heterogeneity is caused by species interaction, 44 % of the heterogeneity is determined by ecological factors formed by tree stand. Different reaction types of plant species on influence of partner species (elimination and adaptation) are established.

УДК 581.526.32 (571.14) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 11

© Л. М. Киприянова

СОСТАВ И ЭКОЛОГИЯ ВИДОВ РОДА *POTAMOGETON* (*POTAMOGETONACEAE*) В ЛЕСОСТЕПНЫХ И СТЕПНЫХ ОЗЕРАХ НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

L. M. KIPRIYANOVA. THE *POTAMOGETON* SPECIES (*POTAMOGETONACEAE*) AND THEIR ECOLOGY IN FOREST-STEPPE AND STEPPE LAKES OF THE NOVOSIBIRSK REGION (WEST SIBERIA)

Институт водных и экологических проблем СО РАН, Новосибирский филиал
630090 Новосибирск, Морской пр., 2
Факс (383)3302005
E-mail: kipriyanova@ad-sbras.nsc.ru

Поступила 11.07.2005
Окончательный вариант получен 04.04.2007

По результатам обследования 60 озер Барабинской и Кулундинской равнин в пределах Новосибирской обл. приведены данные по экологической приуроченности представителей рода *Potamogeton*. *P. vaginatus* указан впервые для Новосибирской обл. Выявлены новые местонахождения *P. macrocarpus*, *P. rutilus*, *P. trichoides*. Показан значительный полиморфизм образцов *P. pectinatus* s. l. по морфологическим и анатомическим признакам. Подвергается сомнению целесообразность выделения вида *P. chakassiensis* (*P. intramongolicus*) по признаку наличия субэпидермальных тяжей механической ткани.

Ключевые слова: *Potamogeton*, озера, Новосибирская обл.

Озерный фонд южной части Западно-Сибирской равнины представлен 12 475 водоемами, которые отличаются по солевому составу, трофности, заболоченности, степени комплексного антропогенного воздействия (Савченко, 1997). Сведения о водной флоре и растительности озер Казахстана, Алтайского края, Тюменской обл. содержатся в ряде работ (Катанская, 1970; Бабушкин, 1995; Золотов, Силантьева, 2000; Свириденко, 2000; Дурникин, 2001; Зарубина, Дурникин, 2005, и др.). Озера Новосибирской обл. в ботаническом аспекте исследованы недостаточно. Лучше изучены крупные солоноватоводные водоемы и системы озер, имеющие рыбопромысловое значение, по некоторым из них изданы монографии, характеризующие в том числе макрофитную водную растительность (Катанская, 1982, 1986; Сипко, 1982). По большей части средних и малых озер сведения о растительности отсутствуют.

До настоящего времени весьма немногочисленны сведения о гидрохимических предпочтениях представителей рода *Potamogeton* L. в Западной Сибири (Свириденко, 2000). Немного и работ о морфологических и анатомических особенностях представителей подрода *Coleogeton* (Reichenb.) Raunkiaer сем. *Potamogetonaceae* Dumort. водоемов региона (Кашина, 1986, 1988; Волобаев, 1991, 1993).

В задачи работы входило оценить видовое разнообразие рода *Potamogeton* в разнотипных озерах Новосибирской обл., выявить диапазоны галотолерантности рдестов, описать некоторые морфологические и анатомические особенности *P. pectinatus* L. s. l.

Материал и методика

Сборы материала проводились в летний период (с середины июля до середины августа) 2001—2003 гг. на территории Новосибирской обл. (рис. 1). Было обследовано около 60 озер, в более чем 40 из которых были обнаружены представители рода *Potamogeton*. Обработано около 80 листов собственных гербарных сборов. Кроме того, изучены материалы гербария Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS). По каждому образцу *P. pectinatus* s. l. произведены анатомические срезы листьев и рассмотрены под бинокуляром МБС-10 для установления наличия или отсутствия тяжей механической ткани. Одновременно с полевыми ботаническими исследованиями производились отборы проб воды, которые были проанализированы в химической лаборатории ФГУ ВерхнеОбьрегионводхоз. Для оценки минерализации и pH был использован портативный иономер Анион-7051. Классификация вод по минерализации дана в соответствии с Венецианской системой (пресные — менее 0.5, олигогалинные — 0.5—4, мезогалинные — 5—18 ‰) (Константинов, 1986). Сведения об экологии рдестов представлены по следующей схеме: состав воды, pH, минерализация (мин.), глубины (глуб.), распространение (распр.). В распространении указаны номера озер, приведенные далее (в скобках — минерализация озер в г/дм^3): Усть-Таркский р-н: озера: 1. Большой Агучак (0.203), 2. Угуй (0.711), 3. Кирино (0.222), 4. Ильчук (1.843), 5. Сарбалык (0.523). Венгеровский р-н: озера: 6. Кунлы (0.528), 7. Карасук (0.623). Куйбышевский р-н: озера: 8. Барчин (0.279), 9. Камбала (0.300), 10. Кайлы (0.524). Убинский р-н: 11. Тотошное (0.652), 12. Убинское (1.524). Чулымский р-н: 13. Иткуль (0.911). Чановский р-н: 14. Ембакуль (3.290), 15. Яркуль (0.415). Барабинский р-н: 16. Озеро в окр. с. Белово (0.550), 17. Ближние Куты (0.760), 18. Маук (0.181), 19. Малый Сартлан (0.771), 20. Сартлан (2.731). Здвинский р-н: 21. Саргуль (0.605). Доволенский р-н: 22. Суздалка (1.475), 23. Озе-

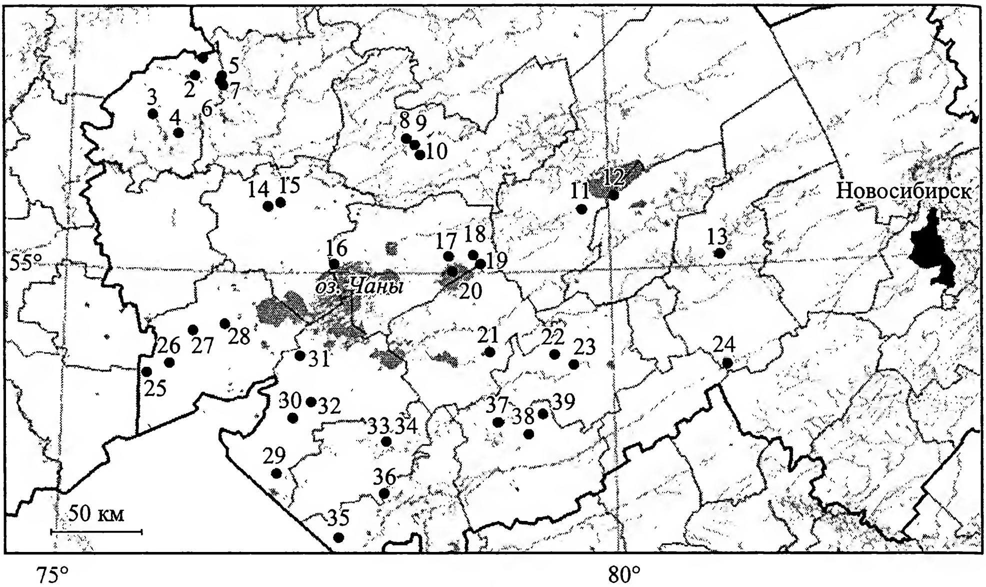


Рис. 1. Обследованные в 2001—2003 гг. озера.

Тонкими линиями обозначены границы административных районов Новосибирской обл., кружками — обследованные озера (обозначения нумерации в тексте).

ро в окр. с. Довольное (0.961), 24. Индерь (1.010). Чистоозерный р-н: 25. Сумы (3.630), 26. Дуня (0.894), 27. Абушкан (6.730), 28. Горькое в окр. с. Елизаветинка (13.900). Купинский р-н: 29. Озеро в окр. с. Благовещенка (5.920), 30. Озеро в окр. с. Камышино (2.980), 31. Круглое (10.320), 32. Горькое в окр. с. Купино (4.540). Баганский р-н: 33. Пресное (2.401), 34. Разбойное (5.260). Карасукский р-н: 35. Студёное (0.678), 36. Большое Горькое (3.090). Краснозерский р-н: 37. Конево (2.587), 38. Яровое (1.424), 39. Куклей (0.603).

Номенклатура таксонов приведена по С. К. Черепанову (1995).

Физико-географическая характеристика района исследования

Исследованные озера находятся на средней и низкой структурно-геоморфологических поверхностях (Николаев, 1978). Первая характеризуется абсолютными высотами 100—200 м. Основу рельефа составляют древние ложбины стока шириной 10—30 км. Долины современных рек и их увалообразные междуречья ориентированы с северо-востока на юго-запад и сильно заболочены. Низкая структурно-геоморфологическая поверхность характеризуется абсолютными высотами 90—110 м. Ее основу составляют молодые аллювиальные и озерно-аллювиальные равнины с гривным рельефом. Длина грив обычно составляет 2—6 км, ширина — 400—800 м, высота различна и лишь изредка достигает 15—20 м. Климат района меняется от умеренно прохладного, недостаточно увлажненного на севере лесостепи (с абсолютным минимумом температуры –52—53 °С, с безморозным периодом 100—110 дней, суммой температур воздуха выше 10 °С — 1750—1800, годовым количеством осадков 350—400 мм) до теплого, засушливого на юге области (с абсолютным минимумом температуры –47 °С, с безморозным периодом

120 дней, суммой температур воздуха выше 10 °С 2050—2200°, годовым количеством осадков 225—300 мм) (Комлев и др., 1978).

Озерные системы области распределены крайне неравномерно: озерность составляет от менее 1 до более 10 %. Своеобразие западносибирских озер заключается, прежде всего, в том, что, располагаясь в глубине континента, они залегают на почти идеальной равнине. Как правило, невелики по размеру, мелководны, имеют различную степень минерализации (от пресных озер до горько-соленых), различное происхождение (реликтовое, водно-эрозионное и водно-аккумулятивное, суффозионно-просадочное, постледниковое) и уникальную морфологию (например, цепочечные озера в межгривных понижениях, имеющих строгую ориентацию СВ-ЮЗ). В гидрологическом балансе данной системы ведущую роль играют приход твердых зимних осадков, расход воды на напитывание грунтов и испарение. Поверхностный сток из системы практически отсутствует, поступление жидких осадков в теплый и переходные сезоны года незначительно.

Результаты и обсуждение

Разнообразие и экология видов рода *Potamogeton*

В лесостепных и степных озерах Барабинской и Кулундинской равнин в пределах Новосибирской обл. обнаружено 12 видов рдестов, один из которых — *P. vaginatus* — указан впервые для Новосибирской обл. В исследованном регионе рдесты были отмечены в диапазоне минерализации от 0.181 до 13.9 г/дм^3. Наибольшей галотолерантностью отличался *P. pectinatus* s. l. — встречался от пресных (0.181 г/дм^3) до мезогалинных (13.9 г/дм^3) вод, наименьшей — *P. trichoides*, *P. natans*, которые были обнаружены только в пресных водах. Приводим список изученных видов.

P. berchtoldii Fieb. — Состав воды: C^{Na}, Cl^{Na}, pH 8.0—8.98. Мин. 0.76—0.89 г/дм^3. Глуб. 40—180 см. Распр.: 17, 19, 26 (указаны номера озер, см. рис. 1).

P. friesii Rupr. — Состав воды: C^{Na}, Cl^{Na}, pH 7.6—9.2. Мин. 0.53—1.84 г/дм^3. Глуб. 17—45 см. Распр.: 4, 10, 11, 16, 26. В гербарии NS имеются сборы с оз. Малые Чаны (Новосибирская обл. (НСО), Здвинский р-н, д. Городище, оз. М. Чаны, курья Голинская, 11 VIII 1946, Т. Попова), оз. Урюм (НСО, Здвинский р-н, оз. Урюм, 3 VII 1945, Н. и Г. Якубовы), озера Уточного (НСО, Доволенский р-н, оз. Уточное, 15 VIII 1945, Н. и Г. Якубовы).

P. lucens L. — Состав воды: C^{Na}, Cl^{Na}, pH 8.0—8.59. Мин. 0.203—0.771 г/дм^3. Глуб. 140—165 см. Распр.: 1, 3, 15, 19. В гербарии NS обнаружены сборы с оз. Астродым (НСО, Карасукский р-н, оз. Астродым, р. Карасук. 22 VII 1985, Д. Шауло, А. Красников), озера Убинского (НСО, оз. Убинское, 20 VIII 1949, Т. Г. Попова), озера Пятно (НСО, Доволенский р-н, окр. с. Довольное. 29 VII 1945, Н. и Г. Якубовы).

P. macrocarpus Dobroch. — Состав воды: C^{Na}, Cl^{Na}, pH 8.1—8.8. Мин. 0.300—4.540 г/дм^3. Глуб. 20—200 см. Распр.: 9, 35, 30, 32, 36. При просмотре гербарного материала NS был отмечен в оз. Убинском (НСО, Убинский р-н, оз. Убинское у о-ва Еланского, 20 VII 1949, Т. Г. Попова), оз. Индерь (НСО, Доволенский р-н, 5 VIII 1945, Н. и Г. Якубовы), оз. Чаны (НСО, Купинский р-н, окр. с. Шаитик, 29 VII 1986, Л. Миронова, С. Рябова, Т. Алифиренко), оз. М. Чаны (НСО, с. Журавлик, 29 VIII 1935, Н. Турцина), оз. Астродым (НСО, Карасукский р-н, 22 VII 1985, Д. Шауло, А. Красников). Вид, считавшийся редким (Шауло, 2000), оказался довольно обычным для территории Новосибирской обл.

P. natans L. — Состав воды: C^{Na}, pH 8.3. Мин. 0.203 г/дм^3. Глуб. 60 см. Распр.: 1. Этот весьма широко распространенный в пресных водах бассейна Оби (реки, старицы, водохранилище) вид оказался очень редким в озерах Обь-Иртышского междуречья и, по-видимому, весьма чувствителен к составу воды.

P. pectinatus L. s. l. — Состав воды: C^{Na}, Cl^{Na}, pH 6.48—10.8. Мин. 0.203—13.9 г/дм^3. Глуб. 5—190 см. Распр.: 1, 2, 4, 5, 6, 7, 10, 11, 12, 13, 14, 18, 19, 20, 22, 23, 25, 26, 27, 28, 29, 31, 34, 38, 39, вид обычен в озерах Чановской системы — Чаны, Малые Чаны, Яркуль (Катанская, 1982, 1986; Киприянова, 2005). При просмотре гербария NS обнаружены сборы с оз. Сладкого (НСО, Здвинский р-н, окр. с. Новогорносталево, 7 VII 1945, Н. и Г. Якубовы).

P. perfoliatus L. — Состав воды: C^{Na}, Cl^{Na}, pH 8.1—9.15. Мин. 0.222—3.090 г/дм^3. Глуб. 30—90 см. Распр.: 3, 8, 9, 10, 17, 19, 21, 22, 26, 35, 36. Кроме того, вид был отмечен в оз. Малые Чаны (0.75 г/дм^3), а по материалам гербария NS еще и в оз. Сартлан (НСО, оз. Сартлан, Котурлинская отнога, 22 VII 1946, Н. Якубова; НСО, оз. Сартлан, р. Карапузик, 16 VII 1946, Н. Якубова), оз. Убинском (НСО, Убинский р-н, оз. Убинское, 09 VII 1985, Л. Миронова, И. Болдырева; НСО, оз. Убинское, 22 VII 1949, Т. Г. Попова) и в безымянном озере в Карасукском р-не (НСО, Карасукский р-н, окр. с. Карасук, озеро, 27 VII 1950, Е. Вандакурова).

P. praelongus Wulf. — в наших сборах не обнаружен, в гербарии NS имеется образец с оз. Чича (НСО, Здвинский р-н, окр. с. Здвинск, оз. Б. Чича, 7 VII 1945, Н. и Г. Якубовы).

P. pusillus L. — Состав воды: Cl^{Na}, pH 8.85. Мин. 1.475 г/дм^3. Глуб. 30—55 см. Распр.: 22. В гербарии NS имеются сборы с оз. Малые Чаны (НСО, Здвинский р-н, д. Городище, оз. М. Чаны, 19 VII 1946, Т. Попова) и с оз. Б. Щучье (НСО, Барабинский р-н, Кирзинский заказник, оз. Б. Щучье, 24 VII 1994, Д. Шауло, О. Жирова, А. Красников).

P. rutilus Wolfg. — Состав воды: C^{Na}, pH 8.75. Мин. 0.760 г/дм^3. Глуб. 40 см. Распр.: Барабинский р-н, окр. с. Таскаево, оз. Ближние Куты. Это вторая находка для Новосибирской обл., первая сделана в Ордынском р-не (НСО, Ордынский р-н, окр. с. Кирза, пруд, 05 VIII 1987, И. М. Красноборов, NS). Есть сборы из Курганской обл. в озерах Варнашкино (А. Воронов, 1937: цит. по Кашина, 1986) и Гришино (В. Катанская, 1959: цит. по Кашина, 1986). Вид западно-европейский.

P. trichoides Cham. et Schlecht. — Состав воды: C^{Na}, pH 8.1. Мин. 0.300 г/дм^3. Глуб. 40 см. Распр.: 9. Довольно редкое на территории области растение. Было ранее отмечено в окр. сел Ярки, Новый Шарап (Кашина, 1988), нами было отмечено в старицах р. Бердь (НСО, Масл. р-н, старица в окр. с. Серебренниково, старица в окр. с. Мамоново). Таким образом, это пятая находка вида на территории Новосибирской обл.

P. vaginatus Turcz. — указывается впервые для Новосибирской обл. Состав воды: Cl^{Na}, pH 8.28—8.52. Мин. 2.401—2.587 г/дм^3. Глуб. 105—300 см. Распр.: НСО, Баганский р-н, оз. Пресное (54°06′ с. ш.; 77°57′ в. д.); НСО, Краснозерский р-н, оз. Конево (54°12′ с. ш.; 78°57′ в. д.).

Самой низкой галотолерантностью отличались *P. trichoides* и *P. natans* (рис. 2). Они были обнаружены только в пресных (с минерализацией менее 0.5 г/дм^3 по Венецианской системе) озерах лесостепной зоны в водах гидрокарбонатного класса группы натрия.

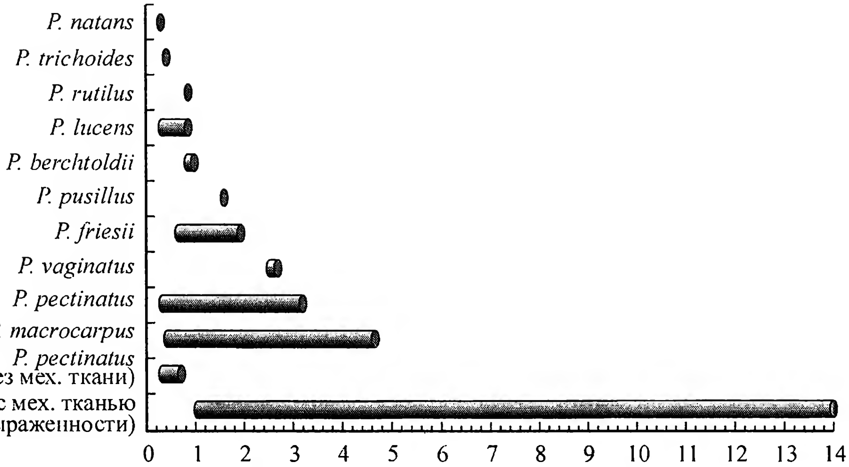


Рис. 2. Диапазоны галотолерантности рдестов.
По оси абсцисс — минерализация, г/дм^3; по оси ординат — виды рода *Potamogeton.*

В пресных и олигогалинных гидрокарбонатно- и хлоридно-натриевых водах обнаружены *P. perfoliatus*, *P. lucens*, *P. macrocarpus* (последний чаще в олигогалинных водах).

Только в олигогалинных водах отмечены *P. rutilus*, *P. pusillus*, *P. berchtoldii*, *P. friesii*, *P. vaginatus*.

Самым широким диапазоном отличался *P. pectinatus* s. l. — встречался как в пресных (оз. Маук, 0.181 г/дм^3), так и в мезогалинных (оз. Горькое в окр. с. Елизаветинка, 13.9 г/дм^3) озерах.

Данные по озерам Северного Казахстана (Свириденко, 2000) показали близкий, но несколько более узкий диапазон галотолерантности для *P. berchtoldii* и *P. pusillus*, более широкий — для *P. friesii* (0.6—3.9 г/дм^3), *P. lucens* (0.2—2.7 г/дм^3), *P. natans* (0.2—1.1 г/дм^3), *P. pectinatus* (0.2—16.2 г/дм^3), *P. perfoliatus* (0.2—5.1 г/дм^3). В озерах Канадских прерий (Hammer, Heseltine, 1988) заметно выше была галотолерантность *P. friesii* (3.5—4.1 г/дм^3), *P. pectinatus* (35—45 г/дм^3) и *P. vaginatus* (3.5—4.3 г/дм^3).

Сведения о приуроченности *P. macrocarpus*, *P. rutilus*, *P. vaginatus*, *P. trichoides* к водоемам разной минерализации приведены впервые для Западно-Сибирского региона.

Морфологическое и анатомическое разнообразие *Potamogeton pectinatus* s. l.

Группа видов из родства *P. pectinatus* s. l. — одна из наиболее сложных в таксономическом отношении групп, с наличием анеуплоидии и частой гибридизацией (Волобаев, 1993; Цвелёв, 1996, и др.). Мы придерживаемся точки зрения Z. Kaplan (2002), что только морфологических различий (ширина листовой пластинки, интенсивность ветвления) недостаточно для выделения ряда таксонов из родства *P. pectinatus* в ранге самостоятельных видов. Это было показано, в частности, в ходе экспериментальных работ Z. Kaplan (2002). Однако при настоящей степени исследованности этого вида, по-видимому, не рационально полностью игнорировать разнородность популяций рдестов, в том числе по морфологическим и анатомическим признакам. В большинстве определительных таблиц по подроду *Coleogeton* (Юзепчук, 1934; Кашина, 1988; Лисицына, Папченков, 2000; Цвелёв, 2000) отсутствуют признаки наличия или отсутствия тяжей механических волокон, хотя уже в сводке А. А. Мяэметс (1979) приводятся указания о присутствии в гербарии образцов из Нижне-Волжского района, оз. Эльтон, Большие Самарады с выраженными субэпидермальными тяжами механической ткани. Китайские исследователи (Ma et al., 1983) описали в озерах Внутренней Монголии новый вид *P. intramongolicus* Ma, в основном опираясь на признак наличия—отсутствия субэпидермальных тяжей механической ткани в листьях, и указали, что это эндемик Внутренней Монголии. К сожалению, неясно, насколько богатым был китайский гербарный материал рдестов *P. pectinatus* s. l. Понятно только, что по морфологическим показателям он был весьма однородным, что позволило авторам пользоваться для описания нового вида как анатомическими, так и морфологическими критериями. В ключе авторы указали следующие признаки, по которым два близких вида отличаются: у *P. intramongolicus* ширина листа 1.5—2.5 мм, длина листа 10—30 см, цвет стебля желтый; в то время как у *P. pectinatus* ширина листа 0.3—1 мм, длина листа 3—10 см, цвет стебля красно-коричневый.

Имеются сведения о находках *P. intramongolicus* в Монголии (Флора Хангая, 1989), на Кавказе (Цвелёв, 1990). П. А. Волобаевым (1991, 1993) был просмотрен значительный гербарный материал сибирских рдестов, относящихся к *P. pectinatus* s. l., и было показано, что рдесты с субэпидермальными тяжами механической ткани довольно обычны в этом регионе, приурочены к соленым озерам. По причине невалидности названия *P. intramongolicus* (авторы сначала описывают его как *P. intramongolicus*, а затем по тексту называют его *P. acifolius* Ma), П. А. Волобаев (1991) повышает до статуса вида описанный Л. И. Кашиной (1986) подвид и таким образом устанавливает новый вид *P. chakassiensis* (Kashina) Volobaev. Причем в отличие от однородного материала монгольских исследователей Волобаев (1993) указывает, что сибирский материал весьма разнороден по морфологическим показателям: сильно различается по ширине листа (от 0.25 до 2.5 мм), а также варьирует по степени выраженности тяжей механической ткани. Поэтому нам представляется важным оценить степень разнообразия нашего гербарного материала по морфологическим и анатомическим критериям. Вначале приведем наши данные об особенностях экологии той группы *P. pectinatus* s. l., в которой не была выражена механическая ткань.

P. pectinatus var. *pectinatus* — типичные образцы рдеста гребенчатого (с шириной листа 0.4—1 мм) без тяжей механической ткани были описаны в относительно слабо минерализованных озерах хлоридного класса группы натрия — Куклей (0.603 г/дм^3), Яровое (1.424 г/дм^3), Суздалка (1.475 г/дм^3). При просмотре гербария NS были отмечены в оз. Сартлан (НСО, оз. Сартлан, Кармаклинская курья, 20 VII 1946, Н. Якубова).

P. pectinatus var. *zosteraceus* (Fr.) Casp. (=*Stuckenia zosteracea* Tzvel.) — разновидность с выраженной гетерофиллией: листья на основных побегах до 3 мм шир. и внезапным заострением, на боковых побегах — до 1 мм шир. с постепенным заострением. Экземпляры с таким фенотипом без субэпидермальной механической ткани были нами отмечены в заливе Золотые россыпи Чановской озерной системы (1.01 г/дм^3), а также в ходе рекогносцировочных сборов на оз. Песчаном (Алтайский край, Бурлинский р-н, 0.51 г/дм^3).

P. pectinatus var. *interruptus* (Kit.) Ascherson, для которого характерны широкие, 1—3 мм, листья (Кашина, 1988), без механической ткани были обнаружены в гидрокарбонатно-хлоридных и хлоридно-гидрокарбонатных пресных и олигогалинных озерах: Маук (М = 0.181 г/дм^3), Кайлы (0.52 г/дм^3), Сарбалык (0.53 г/дм^3) и Угуй (0.711 г/дм^3). К этой разновидности можно отнести гербарные (NS) образцы с рек Чулым (НСО, Здвинский р-н, окр. с. Чулым, 5 VII 1945, Н. и Г. Якубовы) и Каргат (НСО, Здвинский р-н, окр. с. Здвинска, 29 VI 1945, Н. и Г. Якубовы).

P. pectinatus var. *scoparius* Wallr. (=*Stukenia marina* Tzvel. с очень узкими, до 0.4 мм шир., листьями) без механической ткани был отмечен при просмотре гербария NS из оз. Сартлан (НСО, оз. Сартлан, р. Карапузик, 06 VII 1946, Н. Якубова).

Теперь отметим особенности тех образцов *P. pectinatus* s. l., у которых были обнаружены в той или иной степени развитые тяжи субэпидермальной механической ткани. Несмотря на всю пестроту нашего гербарного материала, типичных образцов *P. intramongolicus* (с широкими, 1.5—2 мм, и длинными листьями с хорошо выраженной механической тканью) нами не было обнаружено.

Экземпляры *P. pectinatus* s. l. с шириной листа 0.4—1 мм, с хорошо представленной механической тканью, которые П. А. Волобаев отнес бы к *P. chakassiensis*, были собраны с довольно значительно минерализованных хлоридно-натриевых озер — Сартлан (2.731 г/дм^3), Разбойное (5.92 г/дм^3), озере в окр. с. Благовещенка (5.260 г/дм^3), оз. Круглое (10.32 г/дм^3). При просмотре гербария NS были обнаружены подобные экземпляры рдеста гребенчатого с оз. Чаны (НСО, Чановский р-н, окр. с. Таган, 22 VII 1994, Д. Шауло, И. Артемов, В. Замри; НСО, Чановский р-н, оз. Б. Чаны, окр. с. Таган, 18 VIII 1947, Т. Г. Попова, Н. И. Якубова), на оз. Яркуль (НСО, Здвинский р-н, 27 VII 1946, Т. Попова).

Экземпляры рдестов с развитой механической тканью в листьях с габитусом, как у *P. pectinatus* var. *scoparius* (с очень узкими, до 0.4 мм шир., листьями), мы обнаружили в таких значительно минерализованных хлоридно-натриевых озерах как оз. Сумы (3.63 г/дм^3) и Горькое в окр. с. Елизаветинка (13.9 г/дм^3).

Если Волобаев (1993) пишет о том, что встречаются *P. chakassiensis* со слабой выраженностью тяжей механических волокон и не во всех листьях, причем эти экземпляры отличаются крайней узколистностью (0.25—0.5 мм), то в нашем случае экземпляры со слабо выраженной механической тканью имели различный габитус.

P. pectinatus s. l. обычного габитуса (с шириной листа 0.5—1 мм) со слабой механической тканью были найдены в оз. Дуня (0.894 г/дм^3), в безымянном озере в окр. с. Благовещенка (5.26 г/дм^3), причем, в той его части, которая подвержена периодическому распреснению (поступают воды из поселковой скважины). При просмотре гербария NS такой экземпляр был отмечен в оз. Сладком (НСО, Здвинский р-н, окр. с. Новогорносталево, 7 VII 1945, Н. и Г. Якубовы).

P. pectinatus s. l. с габитусом таким же, как *P. pectinatus* var. *interruptus*, были отмечены в безымянном озере в окр. с. Благовещенка (5.26 г/дм^3), в периодически распресняемой его части. Тяжи механической ткани в листьях слабо выражены.

При рассмотрении вопроса о признании статуса вида за группой растений, относящихся к *P. pectinatus* s. l., у которых выражены субэпидермальные тяжи механической ткани, имеются аргументы «за» и «против». Аргументы «за»: для рода *Potamogeton* есть примеры выделения таксонов по признакам наличия механической ткани в числе прочих признаков. Это *P. subretusus*, *P. compressus*, *P. acutifolius*, *P. subsibiricus* (Мяэметс, 1979). Кроме того, Волобаев (1993) показал, что 2 выборки, разделенные им по признаку наличия или отсутствия механической ткани, отличаются еще и длиной, и формой рыльца плода и особенностями морфологии эндокарпия. Аргументы «против»: степень выраженности субэпидермальных механических волокон растет с ростом минерализации, что отмечал и Волобаев (1993). Отсюда вполне можно предположить, что данный признак для *P. pectinatus* s. l. зависит от условий среды. В работе Волобаева (1993) показано, что только один показатель — базальная высота эндокарпия — является достоверным признаком, для которого интервалы максимальной доверительности ($M_{ср.} \pm 1\sigma$) 2 выборок не пересекаются, следовательно, полезно было бы провести дополнительную статистическую проверку достоверности различий между выборками рдестов с механической тканью и без нее. На практике разделение *P. pectinatus* s. str. и *P. chakassiensis* не всегда возможно в случае слабой выраженности тяжей субэпидермальных волокон. Как сведения в работе Волобаева (1993), так и обработка наших данных показали, что в слабоминерализованных водах тяжи присутствуют не во всех листьях и часто плохо выражены, что повышает риск ошибки определения. В случае слабой выраженности тяжей требуется приготовить препараты из значительного количества гербарных листьев рдестов. Часто в гербарии имеется всего один экземпляр, который нередко представляет историческую ценность. Весьма неудобным для использования признаком является и базальная высота эндокарпия. Хотя Волобаев указывает на то, что клиновидность основания эндокарпия у *P. chakassiensis* отчетливо заметна даже визуально, этому предшествует замачивание плодов в течение 2 сут, а затем кратковременная обработка горячим раствором KOH (5 %, 80 °C). Мне представляется более обоснованным выделение нового вида по признаку наличия субэпидермальных механических волокон, во всяком случае, после того, как будет просмотрен по этому критерию массовый гербарный материал и материал из locus classicus *P. pectinatus*, так как вполне возможно, что у *P. pectinatus* s. str. также выражены субэпидермальные тяжи механической ткани. Таким образом, вопрос о целесообразности выделения нового вида *P. chakassiensis* по признаку наличия субэпидермальных тяжей механических волокон представляется спорным.

Благодарности

Выражаю искреннюю признательность А. А. Боброву (ИБВВ РАН) за помощь в подборе литературы, за ряд советов по систематике и определению таксонов группы *Coleogeton*, а также за ценные замечания по рукописи в целом. Благодарна А. Н. Сенникову (БИН РАН) за содействие в поиске труднодоступной литературы, К. С. Байкову (ЦСБС СО РАН) за ценные консультации по общим вопросам таксономии. Признательна С. Я. Двуреченской (ИВЭП СО РАН), Т. М. Булычевой (Гидрохимическая лаборатория ФГУ ВерхнеОбьрегионводхоз) за содействие, оказанное при гидрохимическом анализе проб. Благодарю студентов Новосибирского государственного университета А. Мозжерину, И. Минорову, А. Троневу, И. Лубкину, А. Камнева, аспиранта Новосибирского государственного педагогического университета А. С. Уколова за помощь в проведении экспедиционных работ.

Сбор материала выполнен при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49893).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабушкин А. А. Водная флора лесостепных озер в пределах Тюменской области. Деп. в ВИНИТИ СПб., 1995. 23 с.

Волобаев П. А. О двух таксонах рода *Potamogeton* L. из Сибири // Сибирский биол. журн. 1991. Вып. 5. С. 75—76.

Волобаев П. А. О двух таксонах рода *Potamogeton* L. из Сибири. II. *Potamogeton chakassiensis* (Kaschina) Volob. // Сибирский биол. журн. 1993. Вып. 3. С. 51—69.

Дурникин Д. А. Конспект флоры озер Кулунды // Флора и растительность Алтая. Барнаул, 2001. Т. 6. Вып. 1. С. 32—49.

Зарубина Е. Ю., Дурникин Д. А. Флора соленых озер Кулундинской равнины (юг Западной Сибири) // Сибирский экологич. журн. 2005. Т. 12. № 2. С. 341—351.

Золотов Д. В., Силантьева М. М. Конспект флоры высших сосудистых растений // Река Барнаулка: экология, флора и фауна бассейна. Барнаул, 2000. С. 61—118.

Катанская В. М. Растительность степных озер Северного Казахстана и сопредельных с ним территорий // Озера семиаридной зоны. Л., 1970. С. 92—135.

Катанская В. М. Высшая водная растительность // Пульсирующее озеро Чаны, Новосибирск, 1982. С. 216—234.

Катанская В. М. Высшая водная растительность озера Чаны // Экология озера Чаны. Новосибирск, 1986. С. 88—104.

Кашина Л. И. Заметки о рдестах и альтении в Сибири // Новое о флоре Сибири. Новосибирск, 1986. С. 242—247.

Кашина Л. И. Potamogetonaceae // Флора Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 1. С. 93—105.

Киприянова Л. М. Современное состояние водной и прибрежно-водной растительности Чановской системы озер // Сибирский экологич. журн. 2005. Т. 12. № 2. С. 201—213.

Комлев А. М., Кухарская В. Л., Черникова М. И. Климат и гидрология // Новосибирская область. Природа и ресурсы. Новосибирск, 1978. С. 5—25.

Константинов А. С. Общая гидробиология. М., 1986. 240 с.

Лисицына Л. И., Папченков В. Г. Флора водоемов России: Определитель сосудистых растений. М., 2000. 237 с.

Мяэметс А. А. Potamogetonaceae // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. IV. С. 175—192.

Николаев В. А. Рельеф // Новосибирская область. Природа и ресурсы. Новосибирск, 1978. С. 5—25.

Савченко Н. В. Озера южных равнин Западной Сибири. Новосибирск, 1997. 300 с.

Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск, 2000. 196 с.

Сипко Л. Л. Водная растительность, зоопланктон и зообентос озер Карасукской системы // Опыт комплексного изучения и использования Карасукских озер. Новосибирск, 1982. С. 80—119.

Флора Хангая. Л., 1989. 191 с.

Цвелёв Н. Н. О некоторых новых для Кавказа видах растений // Новости систематики высших растений. Л., 1990. Т. 27. С. 179—183.

Цвелёв Н. Н. О видах подрода *Coleogeton* рода *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) в северо-западной России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 7. С. 88—91.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шауло Д. Н. Рдестовые — *Potamogetonaceae* // Определитель растений Новосибирской области. Новосибирск, 2000. С. 371—376.

Юзепчук С. В. Potamogetonaceae // Флора СССР. Л., 1934. С. 230—265.

Kaplan Z. Phenotypic plasticity in *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) // Folia Geobot. 2002. Vol. 37. P. 141—170.

Hammer U. T., Heseltine J. M. Aquatic macrophytes in saline lakes of Canadian praries // Hydrobiologia. 1988. 158. P. 101—116.

Ma Y., Tu L., Liu G., Cao J. Classified Studies on *Potamogeton* L. in Inner Mongolia by morphological and anatomical methods // Act. Bot. Bor. — Occ. Sinica. 1983. Vol. 3. N 1. P. 1—17.

SUMMARY

As a result on investigation in 2001—2003 of more than 60 lakes of the Novosibirsk Region, the data on ecology of 12 *Potamogeton* species are represented. *P. vaginatus* is for the first time recorded for the Novosibirsk Region. New localities of *P. macrocarpus*, *P. rutilus*, *P. trichoides* were revealed. The *Potamogeton* species were registered in the Novosibirsk Region in a range of salinity 0.181—13.9 g/dm^3. *P. pectinatus* was the most salt-tolerant species (0.181—13.9 g/dm^3). *P. trichoides* and *P. natans* were of the less salt-tolerance (were found only in fresh waters). A considerable polymorphism of *P. pectinatus* s. l. in morphological and anatomic traits was revealed. The expediency of separating *P. chakassiensis* (Kashina) Volobaev (syn. *P. intramongolicus* Ma) as an individual species of *Potamogeton* on the base of the presence of sub-epidermis bars of mechanic tissue is doubted.

УДК 502.75 : 504.05/.06 (571.17)

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 11

© Н. В. Ветлужских, Н. Н. Лащинский

РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ КЕМЕРОВСКОЙ ОБЛАСТИ НА ОТВАЛАХ ЗОЛОТОДОБЫЧИ

N. V. VETLUZHSKIKH, N. N. LASHCHINSKY.

RARE PLANTS OF THE KEMEROVO REGION ON DUMP BANKS AFTER OPEN GOLD-MINING

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: dvetl@mail.ru

Поступила 30.11.2006
Окончательный вариант получен 18.04.2007

Приведены сведения о нахождениях редких для Кемеровской обл. видов высших сосудистых растений в ландшафтах, образовавшихся в результате добычи россыпного золота.

Ключевые слова: редкие виды, Кемеровская обл., отвалы золотодобычи.

Кемеровская обл. расположена на юго-востоке Западной Сибири. Территория наших исследований относится к Северо-Алатаусскому району Алатаусско-Шорского нагорья в соответствии с геоморфологическим районированием В. В. Вдовина (1988). Она представляет собой северо-восточный макросклон Кузнецкого Алатау с преобладанием средне- и низкогорного рельефа. Район расчленен густой речной сетью, принадлежащей к бассейну р. Кии. Наиболее крупные реки района — Кундат, Тулуюл, Шалтырь-Кожух. Согласно геоботаническому районированию А. В. Куминовой (1950), территория относится к Барзасскому таежному району, характеризующемуся сплошным простиранием черневой пихтово-осиновой тайги. Однородная по строению и флористическому составу, эта тайга, получившая название Мариинской или Мартайги, занимает практически все элементы рельефа. Согласно районированию территории Кемеровской обл., принятому в «Определителе...» (2001), район наших исследований находится в Кузнецко-Алатаусском таежном районе.

Промышленное освоение района началось в середине XIX в. и было связано с горнодобывающей промышленностью (первая золотоносная россыпь в Сибири была открыта в 1827 г. на р. Мокром Берикуле). До 1990 г. разработка россыпей велась преимущественно старателями, в 1900 г. на р. Шалтырь-Кожух была построена первая паровая драга. Дражный промысел получил большое развитие с 1950-х годов (Ламин, 1997). Помимо дражных разработок, большой объем работ выполнялся гидравлическими приборами. В настоящее время дражные разработки ведутся на реках Шалтырь-Кожух, Тулуюл, Кундустуюл. До недавнего времени интенсивно разрабатывалась долина р. Кундат (нами эта река была выбрана в качестве модельного объекта, так как в ее бассейне представлено все разнообразие способов разработки месторождений россыпного золота).

Своеобразный рельеф техногенных ландшафтов, образовавшихся в результате золотодобычи, представляет собой гофрированную поверхность с высокими или разровненными (спланированными) грядами отработанного материала и ложбинами между ними.

При разработке золотоносной россыпи происходит глубокое изменение комплекса природных условий. Растительный и почвенный покров в контуре работы драги и гидроприбора полностью уничтожается. В зависимости от природных условий района и мероприятий инженерной рекультивации растительность восстанавливается с различной скоростью.

Целью нашей работы было изучение флористического состава растительных сообществ в ландшафтах, образовавшихся в результате добычи россыпного золота в Мариинской тайге.

Флора техногенных ландшафтов, образовавшихся в результате добычи россыпного золота в бассѐйне р. Кундат, составляет 308 сосудистых растений, относящихся к 190 родам и 66 семействам. Из них как «редкие» для Кемеровской обл. отмечены 14 видов (*Artemisia macrantha* Ledeb., *Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr., *Callitriche palustris* L., *Carex loliacea* L., *Dactylorhiza incarnata* L., *Dianthus deltoides* L., *Hieracium korshinskyi* Zahn, *Ophioglossum vulgatum* L., *Paeonia anomala* L., *Petasites radiatus* (J. F. Gmel) Toman, *Polypodium vulgare* L., *Sparganium minimum* Wallr., *Thermopsis lanceolata* R. Br., *Vicia lilacina* Ledeb.) (Определитель.., 2001).

Отвалы золотодобычи заселяются преимущественно растениями местной флоры, отличающимися широкой экологической амплитудой. Однако здесь неоднократно отмечены популяции редких для Кемеровской обл. видов сосудистых растений, в том числе и внесенные в «Красную книгу Кемеровской области» (2000).

Artemisia macrantha Ledeb. — редкое растение в области. Отмечено на неспланированном дражном отвале 19-летнего возраста в составе пионерной группировки. Тисульский р-н, долина р. Большой Кундат, 2 км выше устья р. Кундустуюл (53°05′ с. ш.; 87°42′ в. д.).

Botrychium multifidum (S. G. Gmel) Rupr. — как очень редкий приводится для Чулымского, Томского таежно-лесостепных и Салаирского таежно-лесного районов (Определитель.., 2001). Внесен в «Красную книгу Кемеровской области» (2000) как «1 (E) — вид, находящийся под угрозой исчезновения». Нами он отмечен 4 раза. 1) На 24-летних неспланированных отвалах драги в березовом разнотравно-зеленомошном парковом лесу. Тисульский р-н, долина р. Большой Кундат (53°02′ с. ш.; 87°41′ в. д.). 2—3) На 29-летних неспланированных отвалах драги в березовом разнотравно-злаковом лесу (2 соседних сообщества). Долина р. Большой Кундат (53°02′ с. ш.; 87°40′ в. д.). 4) На неспланированных гребнях 32-летних дражных отвалов в злаково-зеленомошном березняке. Долина р. Большой Кундат (53°01′ с. ш.; 87°41′ в. д.). В Кузнецко-Алатаусском таежном районе обнаружен нами впервые.

Callitriche palustris L. — как редкий вид приводится для Салаирского таежно-лесного и Горно-Шорского таежного районов. Этот вид на отвалах золотодобычи встретился 7 раз. На спланированных старательских отвалах в затопленных понижениях с илистым дном в составе осоково-хвощовых (*Carex canescens* L., *Equise-*

tum fluviatile L.), болотницевых (*Eleocharis austriaca* Hayek) и разнотравно-лужайниковых (*Limosella aquatica* L.) зарослей. Тисульский р-н, долина р. Малый Кундат (53°05′ с. ш.; 87°41′ в. д.) и р. Шалтырь-Кожух (53°01′ с. ш.; 87°40′ в. д.). В Кузнецко-Алатаусском таежном районе найден нами впервые.

Carex loliacea L. — как редкое растение на территории области приводится из Горно-Шорского таежного района. Встречено на свежих спланированных отвалах драги в составе разнотравно-пижмовой (*Tanacetum vulgare* L.) заросли. Тисульский р-н, долина р. Большой Кундат (53°04′ с. ш.; 87°42′ в. д.). В Кузнецко-Алатаусском таежном районе найден нами впервые.

Dactylorhiza incarnata L. — отмечен как редкий вид для всех районов области. Внесен в «Красную книгу Кемеровской области» (2000) как «3 (R) — редкий вид». Встречен в понижении между гребнями 18-летних неспланированных отвалов драги в разнотравном ивняке (*Salix alba* L., *S. viminalis* L.). Травостой в основном из луговых видов (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Lathyrus pratensis* L., *Alopecurus pratensis* L.). Тисульский р-н, долина р. Кундустуюл (53°02′ с. ш.; 87°51′ в. д.).

Dianthus deltoides L. — растение известно только из Томского и Инско-Томского таежно-лесостепных районов. Отмечено на свежих отвалах драги на разнотравно-пижмово-полынном лугу (*Agrostis gigantea* Roth, *Trifolium pratensis* L., *Tanacetum vulgare*, *Artemisia vulgare* L.). Тисульский р-н, долина р. Большой Кундат (53°04′ с. ш.; 87°42′ в. д.). В Кузнецко-Алатаусском таежном районе обнаружен нами впервые.

Hieracium korshinskyi Zahn — редкий вид. На территории области приводится из Горно-Шорского и Кузнецко-Алатаусского таежных районов. На отвалах, образовавшихся в результате добычи золота, этот вид отмечен 29 раз. Обычно на отвалах драги и гидроприбора в березовых лесах (разнотравно-зеленомошных, разнотравно-злаковых). Возраст отвалов при этом от 20 до 45 лет. Распространен в разработанных долинах всех исследованных рек.

Ophioglossum vulgatum L. — как очень редкое приводится из Горно-Шорского таежного района. Внесен в «Красную книгу Кемеровской области» (2000) как «2 (U) — уязвимый вид, реликт». Популяция этого вида отмечена в перегибе неспланированного дражного отвала 29-летнего возраста. Березовый лес, с доминированием *Equisetum fluviatile*, в котором описан этот вид, представляет собой вполне сформировавшееся сообщество. Долина р. Большой Кундат (53°05′ с. ш.; 87°43′ в. д.). В Кузнецко-Алатаусском таежном районе найден нами впервые.

Paeonia anomala L. — растение встречается изредка во всех районах области. Внесено в «Красную книгу Кемеровской области» (2000) как «ресурсное растение». Встречено на 30—18-летних отвалах драги. Обычно в разнотравно-злаковых ивняках или злаково-разнотравных ивово-березовых лесах. Тисульский р-н, долина р. Большой Кундат, р. Кундустуюл.

Petasites radiatus (J. F. Gmel.) Tomon — как редкое растение приводится для Салаирского таежно-лесного, Горно-Шорского и Кузнецко-Алатаусского таежных районов. На отвалах золотодобычи этот вид встретился нам 19 раз. Чаще всего (12 раз) — в разработанной драгами долине р. Большой Кундат на спланированных отвалах, в обсыхающих днищах разрезов на перегибах между телом отвала и водоемом. Причем возраст отвалов от 6 до 27 лет. Обычно этот вид входит в состав луговых (разнотравно-злаково-пижмовых, канареечниково-мятликовых), заливаемых в половодье, сообществ и разнотравных ивняков с доминированием *Salix viminalis*, *S. alba*. Также отмечен в долине р. Кундустуюл (53°03′ с. ш.; 87°53′ в. д.) на 18-летних отвалах драги в полынно-разнотравном ивняке и на спланированном 5-летнем гидроотвале в разнотравно-пижмовом луговом сообществе. В долине р. Шалтырь-Кожух (53°02′ с. ш.; 87°40′ в. д.) *Petasites radiatus* встретился на рекультивированном дражном отвале 7-летнего возраста в ивняке.

Polypodium vulgare L. — как редкое растение отмечено в Салаирском таежно-лесном и Горно-Шорском таежном районах. Встречено на спланированных отвалах драги в составе полынно-разнотравной заросли (*Artemisia vulgare*, *Angelica deccurens* (Ledeb.) B. Fedtsch., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb.). Тисульский р-н, долина р. Большой Кундат (53°04′ с. ш.; 87°45′ в. д.). В Кузнецко-Алатаусском таежном районе обнаружен нами впервые.

Sparganium minimum Wallr. — как редкий вид приводится для Чулымского и Инско-Томского таежно-лесостепных районов. Вид отмечен в 4 точках на рекультивированных отвалах драги в составе ситниковых (*Juncus alpino-articulatus* Chaix) и болотницевых (*Eleocharis austriaca*) зарослей. Тисульский р-н, долина р. Шалтырь-Кожух (53°02′ с. ш.; 87°41′ в. д.). В Кузнецко-Алатаусском таежном районе найден нами впервые.

Thermopsis lanceolata R. Br. — редкое растение, отмеченное в Инско-Томском таежно-лесостепном районе. Нами встречено на 6-летних спланированных старательских отвалах в составе разнотравно-клеверового (*Festuca pratensis* Huds., *Trifolium pratensis*, *T. repens* L.) луга и в мохово-хвощово-кипрейной (*Equisetum fluviatile*, *E. palustre* L., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub) группировке. Тисульский р-н, долина р. Большой Кундат (устья р. Тихвинка) (53°03′ с. ш.; 87°44′ в. д.), р. Николаевка (53°01′ с. ш.; 87°44′ в. д.). В Кузнецко-Алатаусском таежном районе обнаружен нами впервые.

Vicia lilacina Ledeb. — для территории области как редкое растение отмечено в Инско-Томском таежно-лесостепном районе. Это обычный вид для сообществ, формирующихся на отвалах золотодобычи (77 раз на 280 геоботанических описаний). Встречается в разнотравно-кипрейных группировках, разнотравно-злаковых лугах, ивняках, березово-пихтово-еловом лесу. Предпочитает местообитания среднего увлажнения на неспланированных отвалах драги и гидроприбора в долинах всех исследованных рек. В Кузнецко-Алатаусском таежном районе найден нами впервые.

В техногенных ландшафтах бассейна р. Кундат, образовавшихся в результате добычи россыпного золота, обнаружено 14 видов сосудистых растений, редких для Кемеровской обл. Из них 9 впервые отмечены на территории Кузнецко-Алатаусского таежного района и 4 внесены в «Красную книгу Кемеровской области» (2000).

Добыча россыпного золота оказывает глубокое негативное влияние на окружающую среду не только технологией добычи, но и отвалами промытого материала, которые традиционно считаются объектами рекультивации. Нахождение редких видов растений на техногенных ландшафтах, возможно, говорит о том, что в них формируются местообитания со своеобразными и благоприятными для этих растений экологическими, а с возрастом и ценотическими условиями. При планировании природоохранных мероприятий необходимо внимательнее относиться к таким возможным рефугиумам редких видов, проводить дополнительные исследования и выборочные рекультивационные работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вдовин В. В. Кузнецко-Салаирская провинция // Рельеф Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. С. 40—71.

Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / И. М. Красноборов. Кемерово, 2000. 244 с.

Куминова А. В. Растительность Кемеровской области. Новосибирск, 1950. 167 с.

Ламин В. А. Золотой след Сибири. Екатеринбург, 1997. 143 с.

Определитель растений Кемеровской области / И. М. Красноборов, Э. Д. Крапивкина, М. Н. Ломоносова и др. Новосибирск, 2001. 477 с.

SUMMARY

The article contains information on new records of rare vascular plant species of the Kemerovo Region in man-made landscapes after open gold-mining. 14 rare plant species were collected in these technogenic landscapes. 9 of them are newly found for Kuznetskii Alatau taiga region and 4 of them are cited in the «Red Data Book of the Kemerovo Region» (2000). The work may be of interest for researchers who study natural vegetation re-establishment in technogenic landscapes and problems of their restoration.

УДК 581.822; 581.84 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 11

© Л. Е. Муравник

МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ТРИХОМ ПЕРИКАРПИЯ У ВИДОВ *JUGLANS* (*JUGLANDACEAE*) В СВЯЗИ С СИНТЕЗОМ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ

L. E. MURAVNIK. MORPHOLOGY AND ULTRASTRUCTURE OF THE PERICARP TRICHOMES IN *JUGLANS* SPECIES (*JUGLANDACEAE*) IN THE CONTEXT OF SYNTHESIS OF SECONDARY METABOLITES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: lemur50@mail.ru
Поступила 30.03.2007

Изучены морфологические и ультраструктурные особенности секреторных клеток разных типов трихом перикарпия у представителей 4 видов *Juglans* (*J. ailanthifolia*, *J. cordiformis*, *J. mandshurica* и *J. regia*), относящихся к сем. *Juglandaceae*. На перикарпии формируются железистые и нежелезистые трихомы: головчатые на короткой ножке, головчатые на длинной ножке, пельтатные трихомы и простые волоски. Морфологический тип трихом, их размеры, а также характер распределения являются видоспецифическими признаками. На перикарпии *J. ailanthifolia* и *J. cordiformis* образуются преимущественно головчатые трихомы на длинной и короткой ножках и волоски; на перикарпии *J. mandshurica* и *J. regia* имеются головчатые трихомы на длинной и короткой ножках и пельтатные трихомы. Установлены ультраструктурные различия между железистыми трихомами 3 типов по строению кутикулы и апоплазматического пространства. Наиболее тонкая (0.1 мкм) кутикула характерна для трихом на длинной ножке, в трихомах на короткой ножке она в 2 раза толще, а в пельтатных ее толщина достигает 0.7 мкм. Приводятся данные, подтверждающие различия в составе секреторных продуктов и механизмов секреции у разных трихом. Высказано предположение, что синтез вторичных метаболитов, присутствие которых характерно для исследуемых растений, осуществляется, в частности, в железистых трихомах, а ведущую роль в этом процессе играют эндоплазматический ретикулум и лейкопласты.

Ключевые слова: *Juglandaceae*, *Juglans ailanthifolia*, *J. cordiformis*, *J. mandshurica*, *J. regia*, перикарпий, железистые и нежелезистые трихомы, морфология, ультраструктура, кутикула, механизмы секреции, синтез вторичных метаболитов.

Вещества, относящиеся к обширной группе вторичных метаболитов, характеризуются разнообразной биологической активностью. Они могут обладать бактерицидными и фунгицидными свойствами, защищать растения от избыточного

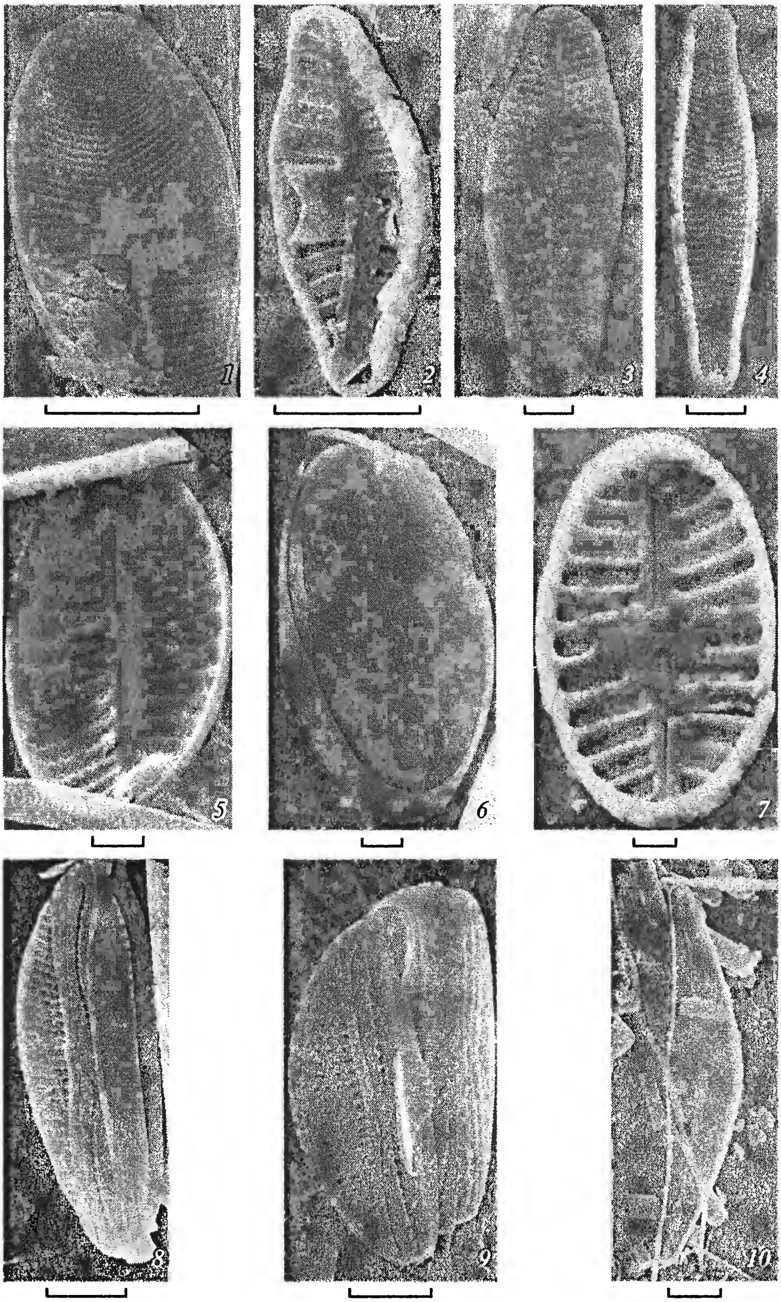


Таблица I.

1 — *Achnanthes laevis* var. *diluviana*; *2* — *A. lanceolata* var. *dubia*; *3* — *A. minutissima* var. *minutissima*; *4* — *A. minutissima* var. *jackii*; *5* — *Achnanthes* cf. *oblongella*; *6, 7* — *Achnanthes* sp.; *8* — *Amphora* sp.; *9* — *A. inariensis*; *10* — *Cymbella lanceolata*. *1*, *2*, *4*, *5*, *7* , *10* — створки с внутренней поверхности; *3*, *6*, *8*, *9* — створки с наружной поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *8*, *9* — 5; *3*, *5*–*7* — 1; *10* — 10.

К с. 1653

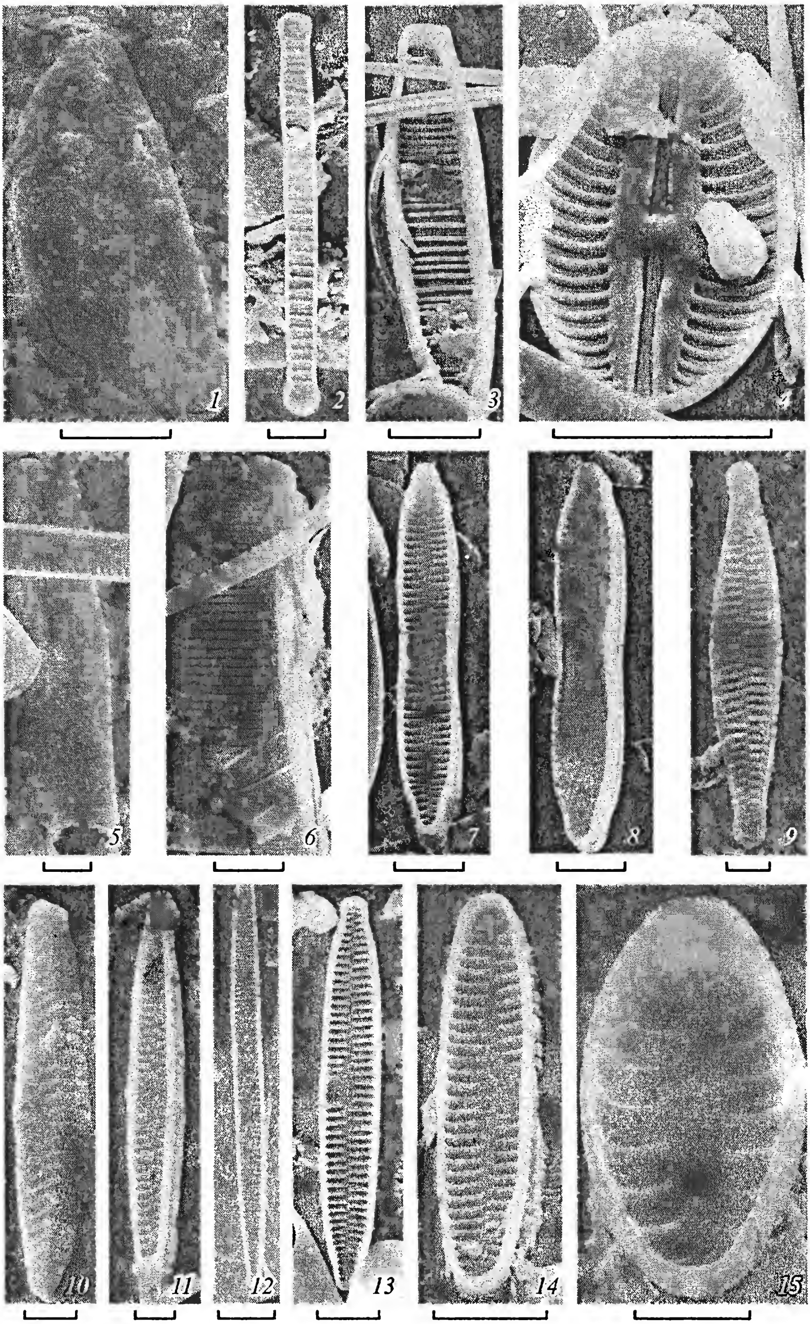


Таблица II.

1 — *Cymbella parva*; *2* — *Diatoma tenue*; *3* — *D. vulgaris*; *4* — *Diploneis* sf. *puella*; *5* — *Eunotia* cf. *pectinalis*; *6* — *Eunotia* sp.; *7, 8* — *Fragilaria bidens*; *9* — *F. capucina* var. *perminuta* ; *10, 11* — *F. capucina* var. *rumpens*; *12* — *F. tenera*; *13* — *Fragilaria* cf. *ungeriana*; *14* — *Fragilaria* sp. 1; *15* — *Fragilaria* sp. 2. *1, 5 , 6, 9, 10* — створки с наружной поверхности; *2—4, 7, 8, 11—15* — створки с внутренней поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1, 2, 5, 7, 8, 12—14* — 5; *3, 4, 6* — 10 *9—11, 15* — 2.

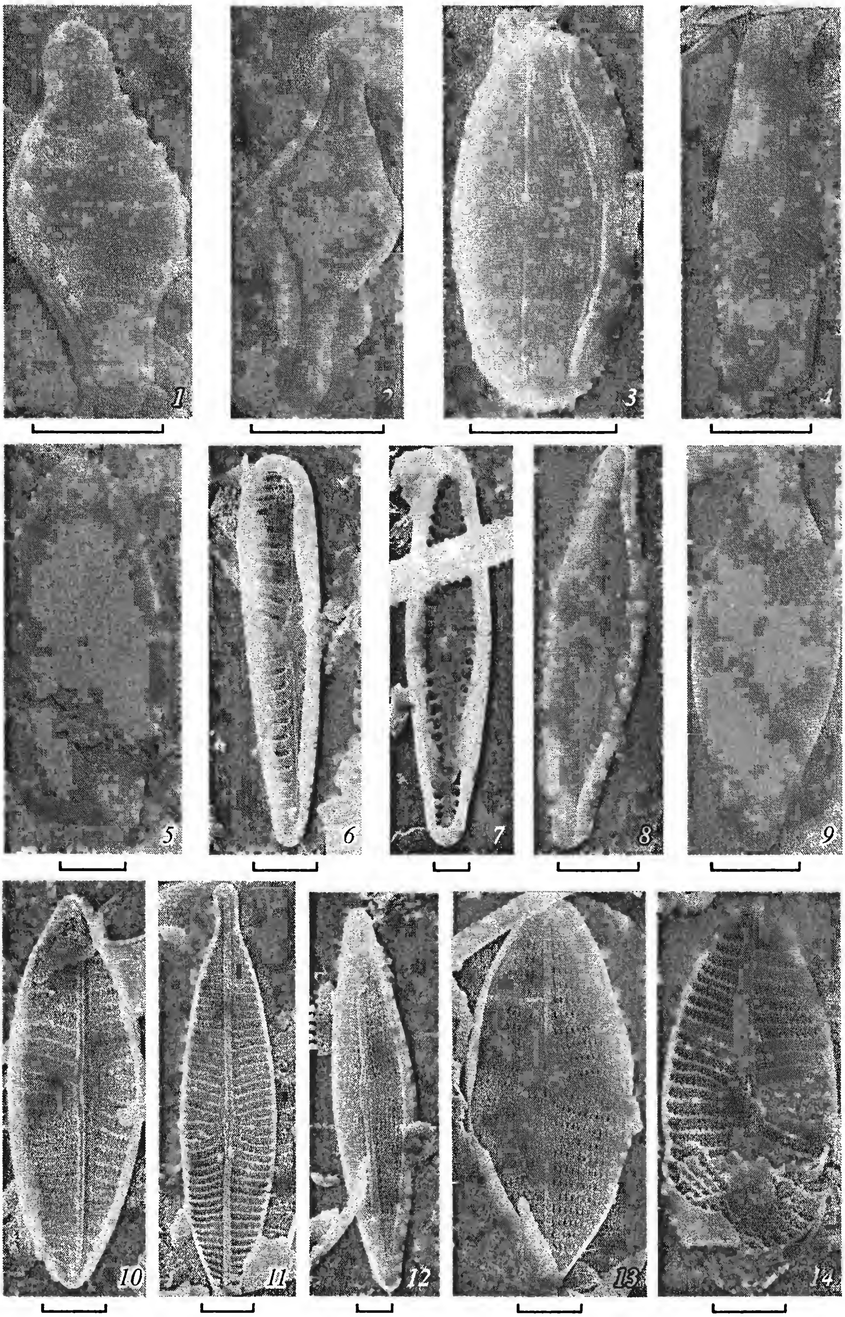


Таблица III.

1, 2 — *Fragilaria* sp. 3; *3* — *Geissliria acceptata*; *4* — *Gomphonema clavatum*; *5* — *G. minutum*; *6* — *G. olivaceum* var. *minutissimum* ; *7* — *Gomphonema* cf. *pumilum*; *8* — *Hippodonta geocollegarum*; *9, 10* — *Navicula antonii*; *11* — *N. capitaradiata*; *12* — *N. pseudolanceolata*; *13, 14* — *N. upsaliensis*. *1, 3—5, 9, 12, 13* — створки с наружной поверхности; *2, 6—8, 10, 11, 14* — створки с внутренней поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1—3, 5, 6, 8—14* — 5; *7* — 1; *4, 12, 13* — 10.

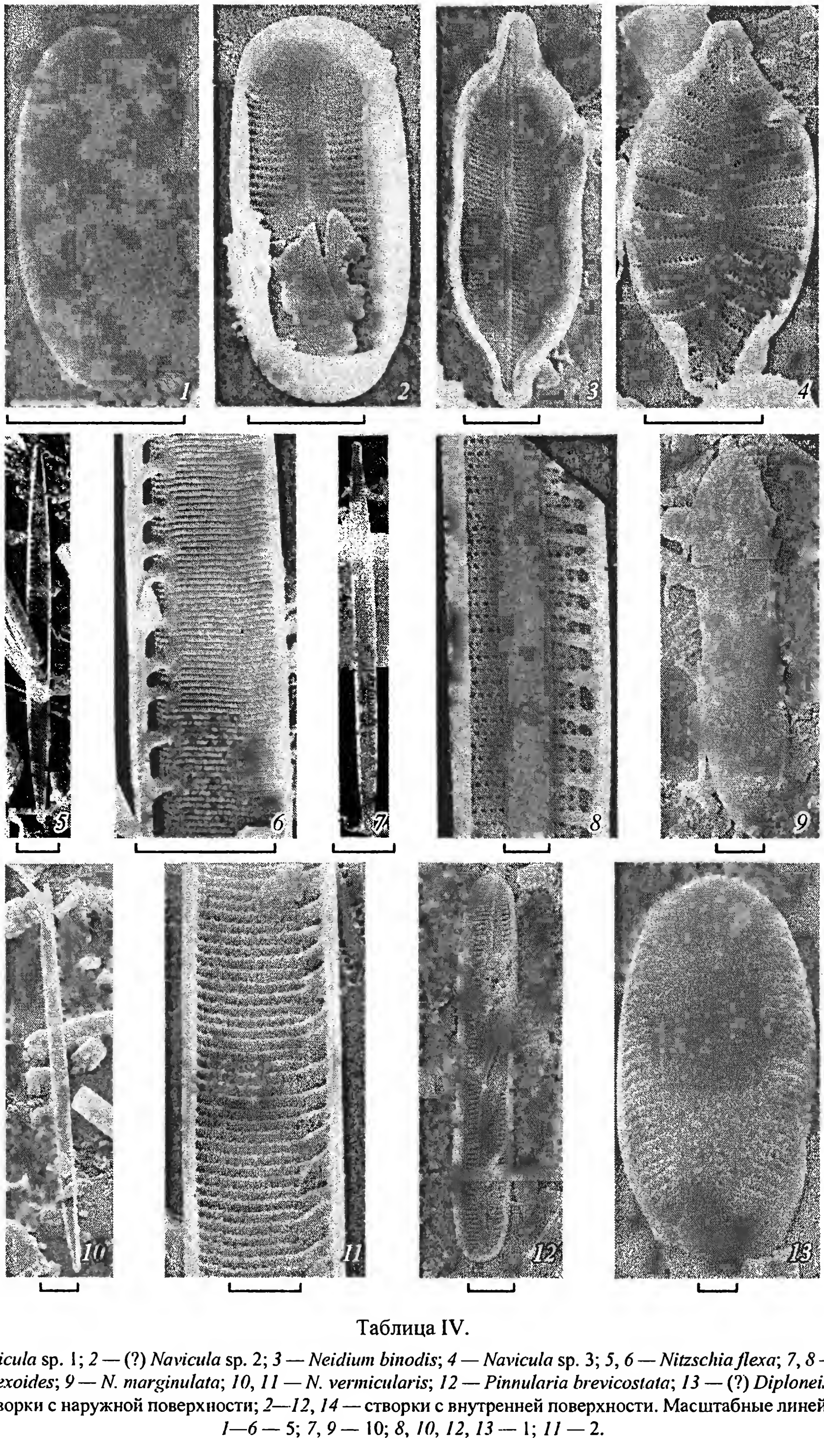


Таблица IV.

1 — *Navicula* sp. 1; *2* — (?) *Navicula* sp. 2; *3* — *Neidium binodis*; *4* — *Navicula* sp. 3; *5*, *6* — *Nitzschia flexa*; *7*, *8* — *Nitzschia* cf. *flexoides*; *9* — *N. marginulata*; *10*, *11* — *N. vermicularis*; *12* — *Pinnularia brevicostata*; *13* — (?) *Diploneis* sp. *1*, *9*, *13* — створки с наружной поверхности; *2*—*12*, *14* — створки с внутренней поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1*—*6* — 5; *7*, *9* — 10; *8*, *10*, *12*, *13* — 1; *11* — 2.

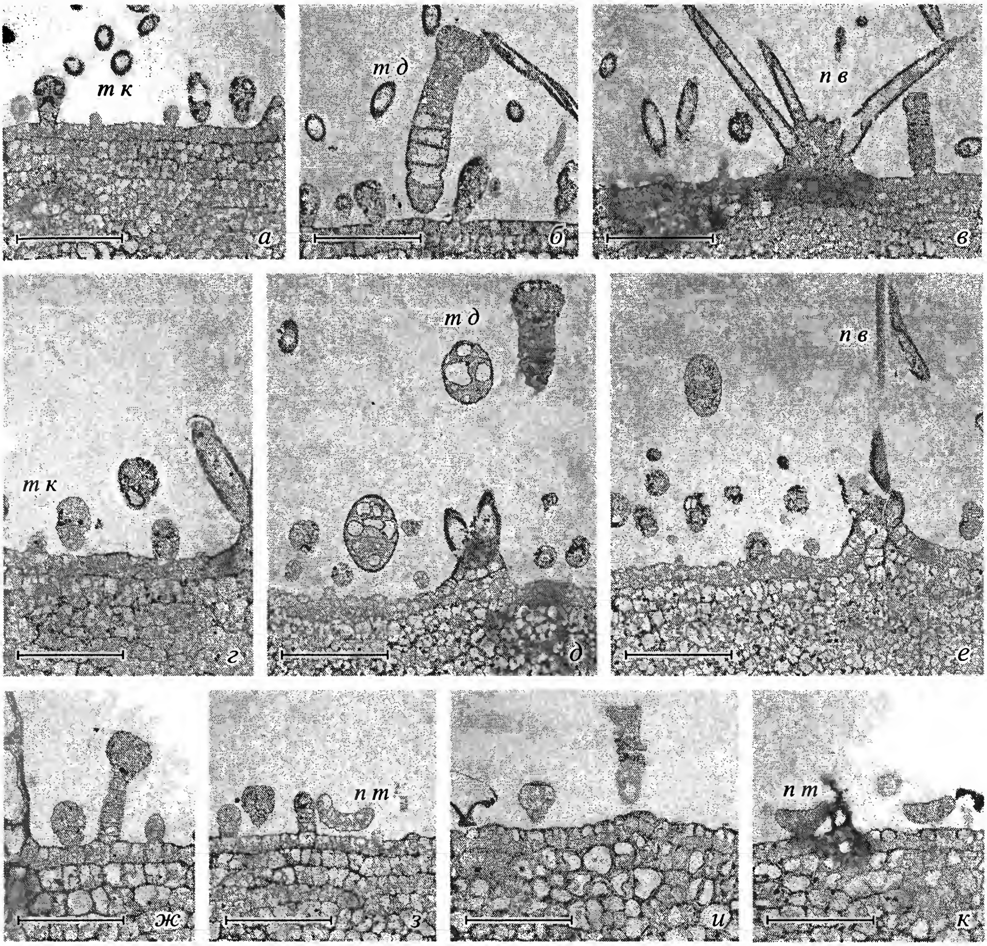


Таблица I. Продольные срезы разных морфологических типов трихом у видов рода *Juglans*.

Трихомы на короткой ножке у *Juglans ailanthifolia* (*а*, *б*), *J. cordiformis* (*г*, *д*, *е*), *J. mandshurica* (*ж*, *з*), *J. regia* (*и*). Трихомы на длинной ножке у *Juglans ailanthifolia* (*б*, *в*), *J. cordiformis* (*д*, *е*), *J. mandshurica* (*ж*), *J. regia* (*и*). Пельтатные трихомы у *J. mandshurica* (*з*) и *J. regia* (*к*). Простые волоски у *Juglans ailanthifolia* (*б*, *в*) и *J. cordiformis* (*г* , *д*, *е*). *п в* — простой волосок; *п т* — пельтатная трихома; *т д* — трихома на длинной ножке; *т к* — трихома на короткой ножке. Масштабная линейка — 100 мкм.

К с. 1723

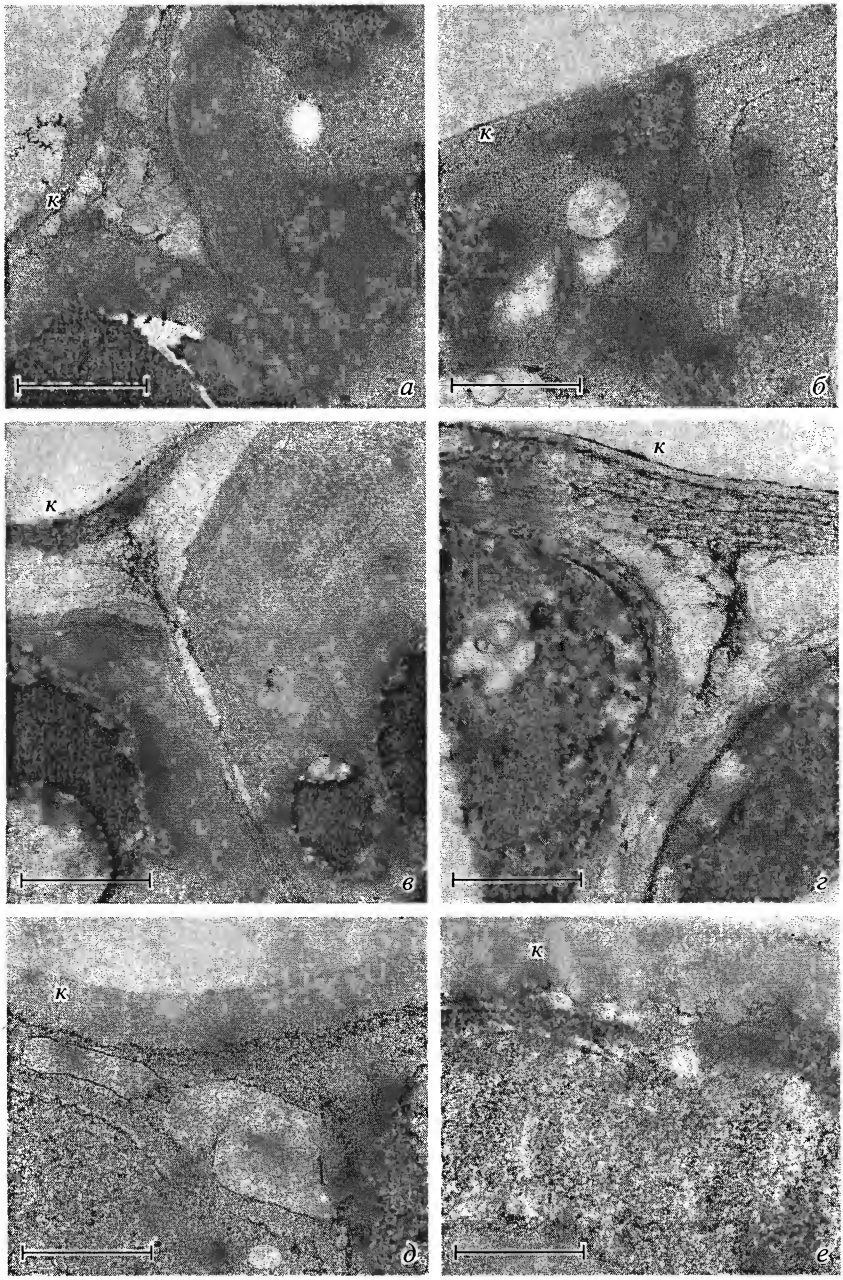


Таблица II. Строение клеточной оболочки и кутикулы в секреторных клетках трихом у видов рода *Juglans*.

а, *б* — трихомы на короткой ножке; *в*, *г* — трихомы на длинной ножке; *д*, *е* — пельтатные трихомы. *а* , *в* — *J. ailanthifolia*; *б*, *г*, *д* — *J. mandshurica*; *е* — *J. regia*. *к* — кутикула. Масштабная линейка — 1 мкм.

К с. 1724

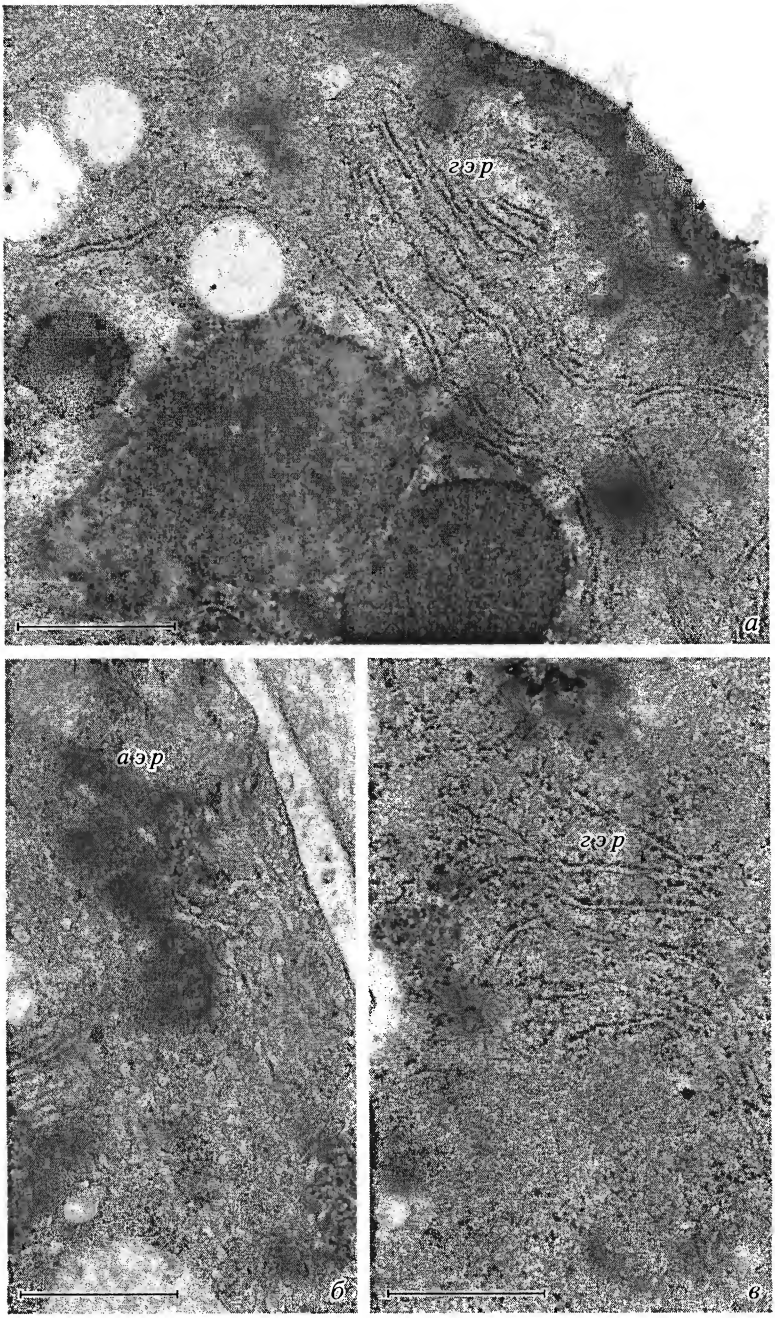


Таблица III. Эндоплазматический ретикулум в секреторных клетках трихом у видов рода *Juglans*.

а — трихома на короткой ножке; *б* — трихома на длинной ножке; *в* — пельтатная трихома; *а* — *J. ailanthifolia*; *б*, *в* — *J. mandshurica*. *а э р* — агранулярный эндоплазматический ретикулум; *г э р* — гранулярный эндоплазматический ретикулум. Масштабная линейка — 1 мкм.

К с. 1724

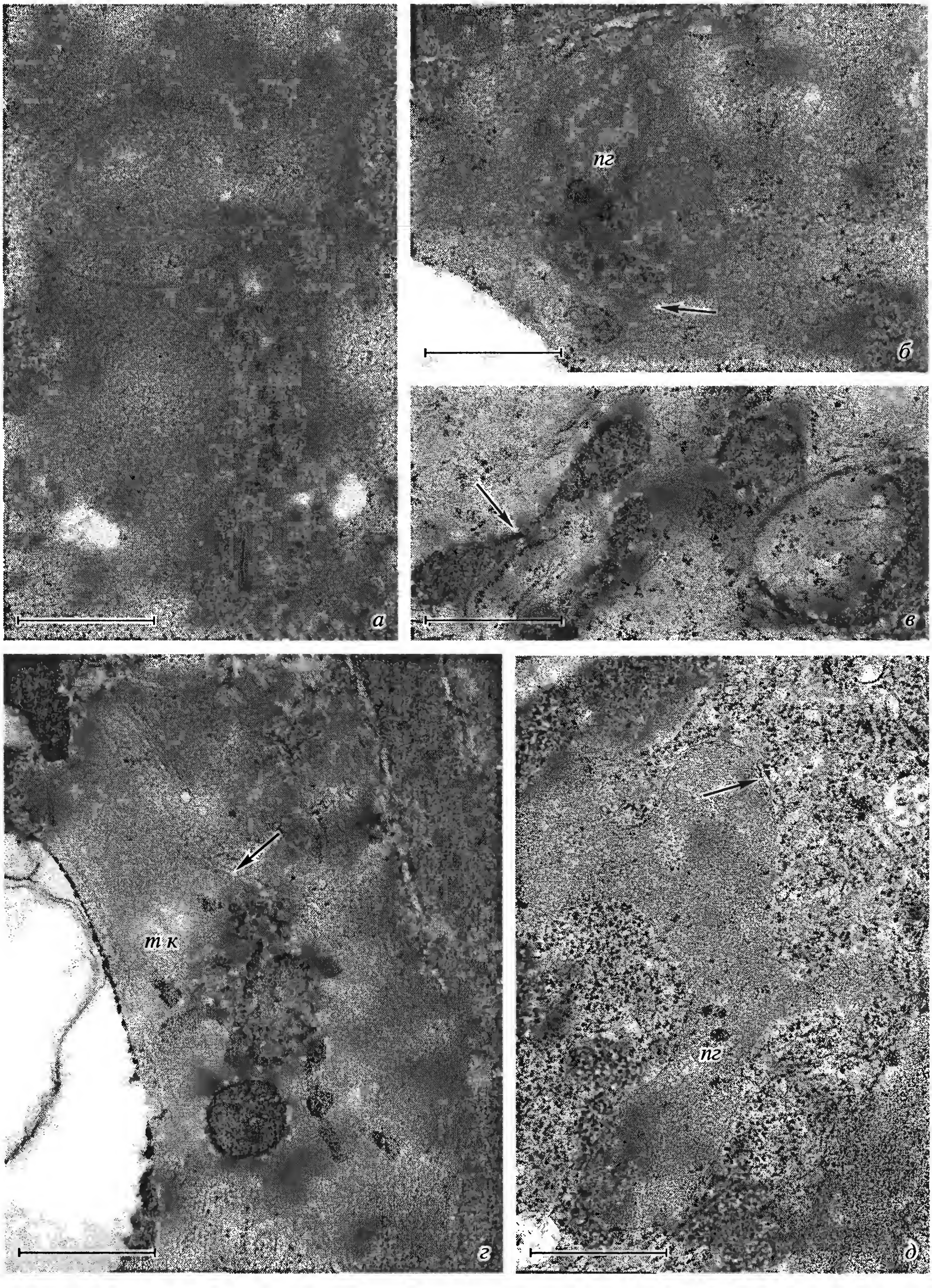


Таблица IV. Пластиды в секреторных клетках трихом у видов рода *Juglans*.

а—в — трихомы на короткой ножке; *г* — трихома на длинной ножке; *д* — пельтатная трихома. *а* — *J. cordiformis*; *б*, *г* — *J. ailathifolia* ; *в*, *д* — *J. mandshurica*. Стрелками обозначены контакты цистерн эндоплазматического ретикулума с оболочкой лейкопласта. *пг* — пластоглобула, *т к* — трубчатый комплекс. Масштабная линейка — 0.5 мкм.

ультрафиолетового излучения или привлекать насекомых-опылителей (Алехина и др., 2005). В связи с этим растения, синтезирующие вторичные метаболиты, всесторонне исследуются специалистами разного профиля.

В составе перикарпия у представителей рода *Juglans* содержатся разные по химической природе вторичные вещества. К их числу относятся фенольные соединения, в частности аскорбиновая кислота и нафтохинон юглон (Вшивкова и др., 1979), фенолкарбоновые кислоты и их производные (Luczak et al., 1989), а также вещества терпеноидной природы, в том числе эфирные масла (Колесникова и др., 1980) и стероиды (Jurd, 1956).

Известно, что синтез терпеноидов осуществляется в растениях в секреторных структурах — в железках, смоляных ходах или вместилищах (Васильев, 1977; Fahn, 1979, и др.). Часто вместе с терпеноидами в этих выделительных системах выявляются также фенольные вещества (Ascensão et al., 1997; Heinrich et al., 2002; Valkama et al., 2003). Вегетативные и репродуктивные органы *Juglans regia* покрыты различными трихомами (Fotedar, 1986). Возникает вопрос о биологической роли опушения перикарпия и наличии связи между формированием трихом и синтезом в этих структурах вторичных метаболитов.

Ранее уже высказывалось предположение, что морфологическое разнообразие трихом, характерное для некоторых видов растений, обусловлено различием выполняемых этими железками функций (Ascensão et al., 1997; Ascensão, Pais, 1998; Serrato-Valenti et al., 1997). Закономерно ли описанное явление, необходимо проверить на объектах из разных систематических групп.

В настоящей работе дана сравнительная морфологическая и ультраструктурная характеристика разных типов трихом перикарпия у 4 видов *Juglans*. Эта работа является первой в серии публикаций, посвященных установлению роли трихом у представителей *Juglandaceae*, связанной с синтезом и накоплением веществ, относящихся к вторичным метаболитам. В дальнейшем будут представлены гистохимические и биохимические данные, подтверждающие присутствие в трихомах веществ фенольной и терпеноидной природы.

Материал и методы исследования

Растительный материал. Плоды были собраны с растений 4 видов *Juglans* (*J. ailanthifolia* Carr., *J. cordiformis* Maxim., *J. mandshurica* Maxim., *J. regia* L.), произрастающих на территории питомника Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, С.-Петербург. Сбор материала осуществляли в июне 2004 и 2006 гг., сразу после цветения, когда размер недозрелого плода составлял 1—1.5 см, а рыльца уже приобрели характерную для каждого вида окраску.

Световая микроскопия. Срезы плодов были получены на пиромитоме LKB (Швеция) и окрашены 1%-м раствором толуидинового синего. Наблюдения осуществляли с использованием светового микроскопа Olympus BX51 (Olympus Optical Co., Япония) с цифровой видеокамерой ColorView II и программным обеспечением AnalySIS® (Olympus GmbH, Германия).

Трансмиссионная электронная микроскопия. Материал фиксировали 3%-м раствором глутарового альдегида на фосфатном буфере, pH 7.2, и 4%-м раствором параформальдегида на воде (1 : 1) в течение 6 ч при 0 °C, промывали тем же буфером; дополнительно фиксировали 2%-м раствором четырехокиси осмия на фосфатном буфере в течение 16 ч при 0 °C, обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации и в ацетоне, а затем заливали в смесь эпона с аралдитом. Полученные блоки резали стеклянными ножами на ультрамикротоме Ultracut (Reihert, Австрия). Ультратонкие срезы окрашивали уранилацетатом и цитратом свинца. Препараты фотографировали в трансмиссионном микроскопе Hitachi-600 (Hitachi, Япония).

Морфометрия. Для получения морфометрических данных препараты фотографировали с увеличением 10 000—30 000. Линейные размеры трихом, толщину клеточной оболочки и кутикулы определяли с помощью компьютерной программы анализа изображений *ImageTool.*

Статистическая обработка. Повторность измерений каждого типа трихом у всех растений варьировала от 15 до 50. Средние арифметические значения, стандартные отклонения и ошибки среднего арифметического рассчитывали для 5 % уровня значимости.

Результаты

Морфология трихом

У изученных видов орехов поверхность перикарпия покрыта железистыми и нежелезистыми трихомами. Железистые трихомы бывают 3 морфологических типов: головчатые на короткой и длинной ножке и пельтатные. К нежелезистым трихомам относятся простые волоски.

Головчатые трихомы на короткой ножке (табл. I) имеют 1—4 радиально расположенные клетки головки и 3—5 клеток ножки. Между головкой и ножкой находятся барьерные клетки. Верхняя барьерная клетка куполовидной формы, нижняя всегда плоская. Клетки ножки так же, как и барьерные, характеризуются утолщенными и кутинизированными латеральными стенками. В барьерных клетках кутинизация затрагивает к тому же дистальные отделы периклинальных стенок, что создает дополнительное препятствие для неконтролируемого апопластического транспорта метаболитов. В зависимости от вида растения высота головки с ножкой составляет 25—50 мкм, диаметр головки — 20 мкм (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Морфологическая характеристика и размеры трихом у видов *Juglans*

Вид	Тип трихом	Размеры, мкм	
		диаметр головки	высота
J. ailanthifolia	На длинной ножке	26.8 ± 3.6	87.5 ± 10.4
	На короткой ножке	20.8 ± 0.7	36.5 ± 1.5
	Волоски	Нет	191.8 ± 13.4
J. cordiformis	На длинной ножке	42.6 ± 2.4	183.5 ± 30.9
	На короткой ножке	23.2 ± 0.6	48.8 ± 2.1
	Волоски	Нет	376.2 ± 23.0
J. mandshurica	Пельтатные	67.5 ± 4.0	22.8 ± 2.7
	На длинной ножке	38.3 ± 5.2	161.5 ± 44.6
	На короткой ножке	22.1 ± 1.1	36.6 ± 1.7
	Волоски	Нет	50.8 ± 1.3
J. regia	Пельтатные	59.0 ± 2.4	15.5 ± 1.3
	На длинной ножке	25.0 ± 1.3	108.5 ± 10.0
	На короткой ножке	19.5 ± 0.8	25.5 ± 0.9

У *J. ailanthifolia* и *J. cordiformis* головка трихом окрашена в красный цвет, у *J. mandshurica* — в розовый, у *J. regia* — в слегка желтоватый.

В апикальной части антиклинальных стенок происходит накопление секрета, который в норме не выводится на поверхность трихом. При механическом нарушении кутикулы секрет выбрасывается под давлением, напоминая извержение вулкана (наши неопубликованные данные).

Головчатые трихомы на длинной ножке (табл. I), называемые иначе железистыми волосками, имеют такой же принцип строения, что и трихомы на короткой ножке. Различия в морфологии заключаются в большем, чем у первых, числе верхушечных клеток головки (до 16—20), а также в значительно большем числе клеток ножки (вплоть до 10—12). Высота головки с ножкой составляет 80—180 мкм, диаметр головки — 25—40 мкм (табл. 1). Цвет головок волосков совпадает с таковым у трихом на короткой ножке.

В отличие от вышеописанных трихом на поверхности головок многих железистых волосков можно обнаружить крупные капли прозрачного вязкого секрета, однако картины его извержения отсутствуют.

Пельтатные трихомы, или чешуйки (табл. I, *з*, *к*), представляют собой плоские дисковидные головки, которые опираются на 3 клетки (2 барьерных и 1 базальную). Клетки головки лежат в одном слое и образуют 2 круга: внутренний (4 клетки) и наружный (12—16 клеток). Высота головки с ножкой составляет 20 мкм, диаметр головки 60 мкм (табл. 1). Окраска трихом обычно менее интенсивная, чем у головчатых железок. Выведения секрета на поверхность головок не наблюдалось. У *J. ailanthifolia* и *J. cordiformis* пельтатные трихомы обнаружены не были.

Нежелезистые трихомы представляют собой бесцветные одно- или реже многоклеточные волоски, одиночные или собранные в группы по 2—8 шт. (табл. I, *б*—*г*, *е*). Они имеют расширенное основание и заостренную вершину. Длина волосков у разных видов варьирует от 50 до 380 мкм (табл. 1). У *J. regia* волоски практически не встречаются.

Ультраструктура клеток трихом

Головчатые трихомы на короткой ножке. В верхушечных (секреторных) клетках наружная стенка покрыта непрерывной кутикулой (табл. II, *а*, *б*). В районе антиклинальных стенок под кутикулой формируется пространство, в котором отсутствует видимый структурный материал. Толщина наружной стенки составляет 0.4—0.5 мкм, толщина кутикулы варьирует в зависимости от вида растения от 0.20 до 0.25 мкм (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Толщина кутикулы (мкм) в секреторных клетках трихом у видов рода *Juglans*

Вид	Тип трихом		
	на короткой ножке	на длинной ножке	пельтатные
J. ailanthifolia	0.19 ± 0.02	0.10 ± 0.01	Нет
J. cordiformis	0.24 ± 0.03	0.15 ± 0.02	»
J. mandshurica	0.18 ± 0.04	0.06 ± 0.01	0.42 ± 0.02
J. regia	0.26 ± 0.04	0.05 ± 0.01	0.66 ± 0.15

В секреторных клетках встречаются 2 типа вакуолей: прозрачные и содержащие включения. В вакуолях с включениями осадок либо лежит на тонопласте в виде отдельных глобул, либо заполняет все пространство.

Эндоплазматический ретикулум представлен как гранулярными, так и агранулярными элементами (табл. III, *а*). Длинные ретикулярные цистерны довольно густо покрыты рибосомами. Для комплекса Гольджи характерно присутствие *транс*-Гольджи ретикулума и образование пузырьков с окаймленными и гладкими мембранами.

Пластиды являются типичными лейкопластами разнообразной формы (табл. IV). Некоторые органеллы значительно удлиняются, при этом они оказываются практически лишенными стромы; в других лейкопластах строма плотная, в ней видны светлые тилакоиды, периферический пластидный ретикулум и пластоглобулы (табл. IV, *б*); часть тилакоидов расширяется, и в них находятся довольно крупные включения. У *J. cordiformis* пластиды подвергаются удлинению не целиком, а частично (табл. IV, *а*). У *J. mandshurica* встречается периферический пластидный ретикулум, имеются включения, заполняющие полость тилакоидов. У всех изученных видов наблюдаются контакты элементов гранулярного эндоплазматического ретикулума с наружной мембраной лейкопластов (табл. IV, *б*, *в*, стрелки). Рядом с пластидами часто находятся митохондрии, которые содержат многочисленные кристы.

Головчатые трихомы на длинной ножке. В секреторных клетках толщина наружной стенки у *J. ailanthifolia* составляет 0.5—1.0 мкм, у *J. cordiformis* — 0.5, у *J. mandshurica* — 0.7, толщина кутикулы — 0.05—0.15 мкм (табл. 2). В основании кутикулы выявляются дендриты, на поверхности — восковые отложения. Наружные и антиклинальные стенки имеют неоднородную структуру (табл. II, *в*, *г*). В апикальной части антиклинальных стенок исчезает срединная пластинка, в результате чего образуется пространство, в котором находятся фибриллы и многочисленные пузырьки. Содержимое пространства распространяется в направлении наружных стенок и делит оболочку на 2 слоя, верхний и нижний. В узком периплазматическом пространстве также обнаруживается содержимое.

Вакуолярные включения характеризуются неоднородностью: в одних трихомах в центре прозрачных вакуолей находятся черные глобулы, в других светлое и темное содержимое взаимно переплетается, в третьих вещества разного химического состава занимают разные участки вакуоли.

Обычной органеллой секреторных клеток является гранулярный эндоплазматический ретикулум, однако агранулярные трубочки развиваются в значительно большей степени, пронизывая весь цитозоль (табл. III, *б*). Тельца Гольджи отчленяют многочисленные пузырьки с гладкими мембранами, формируется *транс*-Гольджи ретикулум с окаймленными пузырьками, которые встречаются также и на удалении от комплекса Гольджи.

Форма лейкопластов разнообразна: помимо округлых и овальных пластид встречаются органеллы с чашевидными инвагинациями (*J. cordiformis*), булавовидные пластиды (*J. mandshurica*), дуговидные с расширенными концевыми участками. В последнем случае наиболее узкая центральная часть пластид может быть образована только их оболочкой, а строма практически отсутствует. У *J. mandshurica* некоторые пластиды довольно крупного размера (табл. IV, *г*). В строме имеются крахмальные зерна, во многих органеллах формируется трубчатый комплекс; у *J. ailanthifolia* полости трубочек заполнены темным содержимым. Рядом с пластидной оболочкой обнаруживаются ретикулярные элементы разной длины (табл. IV, *г*, стрелки), контакты ретикулярных футляров с наружной мембраной оказываются достаточно тесными. Нередко пластиды контактируют с митохондриями.

Пельтатные трихомы. Наружная клеточная стенка толщиной 1.0—1.2 мкм покрыта кутикулой толщиной 0.5—0.7 мкм (табл. 2), с неровными внутренними очертаниями. В верхней части антиклинальных стенок оболочка расщепляется вдоль срединной пластинки, образуя светлое пространство (табл. II, *д*, *е*). Это пространство заполняется секретом, который расширяет периклинальную стенку, деля ее на 2 слоя, верхний и нижний. В зрелых трихомах количество секрета так велико, что вся полость выглядит такой же плотной, как и структурный материал клеточной оболочки.

Эндоплазматический ретикулум представлен как гранулярными (табл. III, *в*), так и агранулярными элементами. Кое-где в их полостях находится черное содержимое. От телец Гольджи отчленяются гладкие пузырьки с прозрачным секретом, от *транс*-Гольджи ретикулума — окаймленные. Лейкопласты разнообразной формы: овальные, изогнутые, дугообразные, с узкой центральной частью и расширенными концевыми фрагментами, встречаются разветвленные пластиды и с чашевидными инвагинациями. В темной строме лейкопластов видны светлые тилакоиды. Рядом с оболочкой пластид находятся ретикулярные футляры (табл. IV, *д*, стрелки).

Нежелезистые трихомы представляют собой вакуолизированные клетки с пристенным слоем цитоплазмы и толстой оболочкой. Среди органелл изредка встречаются митохондрии, короткие цистерны эндоплазматического ретикулума и пузырьки разного размера. В вакуолях обнаруживаются единичные темные включения.

Обсуждение

На поверхности перикарпия у изученных видов *Juglans* образуется 4 морфологических типа трихом, значительно различающихся между собой по числу и характеру расположения клеток. Среди них выделяются простые волоски, трихомы на короткой ножке, трихомы на длинной ножке и пельтатные трихомы.

Для каждого из 4 видов орехов типы трихом, их размеры и частота встречаемости являются видоспецифическими признаками. Самыми мелкими, но наиболее многочисленными у всех растений оказались трихомы на короткой ножке. Реже других встречаются крупные пельтатные трихомы; у видов *J. ailanthifolia* и *J. cordiformis* секреторные структуры этого морфологического типа практически отсутствуют. В то же время только для *J. ailanthifolia* и *J. cordiformis* характерно наличие простых волосков, тогда как у *J. mandshurica* и *J. regia* они обнаружены не были. Такие же трихомы, как железки на короткой ножке, описаны у разных видов *Salvia* (Schnepf, 1972; Bisio et al., 1999), *Ocimum basilicum* (Werker, 1993), *Nepeta racemosa* (Bourett et al., 1994), *Leonotis leonurus* (Ascensão, Pais, 1998). Трихомы, морфологически напоминающие железистые волоски на длинной ножке, но с меньшим числом клеток в головке, обнаружены у *Salvia aurea* (Serrato-Valenti et al., 1997). Принцип строения, аналогичный пельтатным трихомам перикарпия орехов, характерен для железок *Satureja thymbra* (Bosabalidis, 1990), *Calamintha menthifolia* (Hanlidou et al., 1991), *Dracocephalum* (Telepova et al., 1992), некоторых видов *Salvia* (Werker, 1993; Corsi, Bottega, 1999), *Leonotis leonurus* (Ascensão et al., 1997).

На основании проведенного исследования и данных биохимического анализа, которые будут представлены в следующей публикации, мы установили, что морфологическое разнообразие трихом у видов *Juglans* коррелирует с различиями в количестве и составе синтезируемых продуктов, а также в способах их секреции.

Как известно, в субкутикулярной полости секреторных клеток железок могут накапливаться продукты выделения (см. ссылки у: Васильев, 1977; Fahn, 1979). У видов *Juglans* в трихомах на короткой ножке субкутикулярное пространство небольшое, оно ограничено конусовидной зоной над антиклинальными стенками. В головках трихом на длинной ножке и в пельтатных трихомах объем, в котором аккумулируется секрет, значительно увеличен за счет разрыхления материала самой клеточной стенки. Процесс разрыхления затрагивает срединную пластинку в антиклинальных стенках и средний слой в верхней периклинальной стенке. Подобное формирование крупного секреторного вместилища в результате подъема кутикулы вместе с тонким слоем клеточной оболочки было описано у железистых трихом *Cannabis sativa* (Kim, Mahlberg, 1991), *Salvia aurea* (Serrato-Valenti et al., 1997), *Leonotis leonurus* (Ascensão et al., 1997), *Mentha piperita* (Turner et al., 2000), *Zeyheria montana* (Machado et al., 2006), выделяющих эфирные масла. Различия между разными морфологическими типами трихом по размеру и структуре апоплазматического пространства, аналогичные тому, что обнаружено нами у орехов, отмечались у *Plectranthus ornatus* (Ascensão et al., 1999).

Для выведения веществ на поверхность трихом теоретически возможны 3 пути преодоления кутикулы: механические разрывы, диффузия через непрерывный кутиновый слой и транспорт по заранее сформированным кутикулярным порам. В нашем исследовании поры, подобные тем, что были описаны в железках плотоядных растений (Heslop-Harrison, 1976; Juniper et al., 1989; Муравник, Иванова, 2002; Муравник, 2005), у орехов обнаружены не были. Оказалось, что из трихом на короткой ножке и пельтатных трихом перикарпия *Juglans* продукты секреции в норме не выводятся, а остаются накопленными в субкутикулярной полости. В то же время из некоторых железок на короткой ножке секрет выбрасывается под давлением, на что указывает вертикальное направление извергаемой струйки и заметная высота, на которую она поднимается. Извержение может произойти вследствие механического нарушения кутикулы. У других растений, синтезирующих эфирные масла, разрывы в кутикуле были выявлены с помощью сканирующей электронной микроскопии (Duke, Paul, 1993; Serrato-Valenti et al., 1997; Ascensão et al., 1999; Ioannidis et al., 2002). По терминологии E. Werker (1993), трихомы, в которых секреторные вещества аккумулируются в субкутикулярном пространстве и освобождаются лишь после механического воздействия, относятся к долгосрочным железкам.

Иной механизм секреции у *Juglans* характерен для трихом на длинной ножке. В периплазматическом пространстве и рыхлой оболочке клеток головки обнаруживаются фибриллярные отложения, напоминающие слизь. На поверхности головок откладываются вязкие прозрачные капли, размер которых со временем значительно увеличивается. По-видимому, в секрете железистых волосков находятся гидрофильные вещества, в том числе полисахариды, а процесс секреции происходит путем диффузии через проницаемую для этих соединений кутикулу. Проницаемости, скорее всего, способствуют имеющиеся в кутикуле дендриты. На возможность эксудации веществ через кутикулу указывали ранее разные авторы, изучавшие трихомы и нектарники (Werker et al., 1985; Serrato-Valenti et al., 1997; Васильев, Котеева, 2005). Железки, из которых секреторные продукты выводятся вскоре после синтеза, без какого бы то ни было внешнего влияния, относятся к быстродействующим структурам (Werker, 1993).

У орехов все типы железистых трихом различаются между собой по толщине кутикулы. Оказалось, что наименьшая толщина характерна для трихом на длинной ножке, что способствует проницаемости и выведению на поверхность головок большого объема секрета. В трихомах на короткой ножке толщина кутикулы в 2 раза бо́льшая, вследствие чего возрастает ее механическая прочность. Условием для разрыва кутикулы и выброса накопленных веществ наружу является возникновение секреторного давления в оболочке (Joel, Juniper, 1982). В пельтатных трихомах кутикула еще толще, чем в трихомах на короткой ножке, а выделение секретируемых продуктов вообще не наблюдается.

В работах, посвященных изучению терпеноидогенных клеток, неоднократно обращалось внимание на морфологическое разнообразие трихом, сопровождавшееся различиями в химическом составе и механизмах выведения секрета. Так, например, ультраструктура пельтатных и головчатых железок листьев растений *Leonotis leonurus*, синтезирующих разные моно-, сескви- и дитерпеноиды (Ascensão et al., 1997; Ascensão, Pais, 1998), была различной. Авторы обнаружили в головчатых трихомах высокую активность аппарата Гольджи, синтезирующего слизь, чего не было в пельтатных железках. На связь между морфологией трихом листьев и классом продуцируемых терпенов у *Calceolaria adscendens* указывали G. Sacchetti с соавт. (1999): по их данным, трихомы с 2-клеточными головками синтезируют дитерпены, с 8-клеточными — тритерпены. Гистохимические исследования железистых трихом у *Salvia aurea* продемонстрировали разные способы секреции в железках разных морфологических типов (Serrato-Valenti et al., 1997). В головчатых трихомах выведение секрета осуществлялось его экссудацией сквозь кутикулу, в пельтатных железках накопившийся в субкутикулярной полости секрет выводился наружу в результате разрыва кутикулы в экваториальной области головки. Исходя из объема субкутикулярной полости и апопласта в целом, характера содержимого периплазматического пространства и внешнего вида секрета на поверхности головок железок *Juglans* можно прийти к заключению о количественных и качественных различиях продуктов секреции у трихом разных типов. Трихомы на длинной ножке производят преимущественно гидрофильный секрет, по дендритам проникающий через непрерывную кутикулу и откладываемый снаружи в виде крупных капель. Трихомы на короткой ножке синтезируют липофильные соединения, которые аккумулируются в субкутикулярной полости и остаются там до тех пор, пока кутикула не будет нарушена воздействием извне. Липофильный секрет характерен и для пельтатных трихом, однако его выведению из железок препятствует толстая кутикула.

Как известно, продукты секреции выводятся из цитоплазмы не только в оболочку, но и в вакуоли (Heslop-Harrison, 1975; Wink, 1993). В вакуолях аккумулируется большинство вторичных метаболитов, поскольку эти вещества токсичны для цитоплазмы клеток самого растения (Wiermann, 1981; Deus-Neumann, Zenk, 1986; Mol et al., 1998; Alfenito et al., 1998). У изученных видов *Juglans* содержимое вакуолей различно. В железках на короткой ножке после электронно-микроскопической фиксации в вакуолях видны черные глобулы, лежащие на тонопласте; в железках на длинной ножке темные включения занимают разные участки, при этом между вакуолярными фракциями существуют четкие границы. Внешний вид вакуолей в трихомах дает основание предположить, что в них накапливаются фенольные и терпеноидные соединения, обнаруженные в перикарпии у орехов, а состав этих веществ различается в разных типах железок.

Цитоплазма секреторных клеток трихом у 4 видов *Juglans* характеризуется рядом ультраструктурных особенностей, к числу которых относится значительное развитие эндоплазматического ретикулума, в частности его агранулярной формы. Известно, что формирование агранулярных трубочек свойственно трихомам, синтезирующим терпеноиды (Duke, Paul, 1993; Ascensão et al., 1997; Gravano et al., 1998; Vassilyev, 2000). В последнее десятилетие появились сведения о причастности эндоплазматического ретикулума к синтезу фенольных соединений. Так, большое количество трубчатого ретикулума, обнаруженное в трихомах *Primula kewensis*, связывается с синтезом фенилпропаноидов (Schopker et al., 1995), а сильное развитие гранулярных цистерн в трихомах *Betula pendula* указывает на синтез флавоноидов (Valkama et al., 2003). По данным биохимических и генетических исследований, именно на эндоплазматическом ретикулуме локализуются мультиферментные комплексы, ответственные за образование фенольных соединений (Winkel-Shirley, 1999). У видов *J. ailanthifolia*, *J. cordiformis* и *J. mandshurica* степень развития ретикулярных элементов больше, чем у *J. regia*, в то же время головки трихом у первых 23 видов окрашены в разные оттенки красного цвета в отличие от *J. regia*, где головки слегка желтоватые. Возможно, сочетание обоих признаков указывает на то, что в трихомах орехов синтез флавоноидов, обусловливающих цвет трихом, осуществляется на цистернах эндоплазматического ретикулума.

Нельзя отрицать и участия пластид в синтезе вторичных веществ. У орехов внутри тилакоидов лейкопластов содержатся темные включения. Подобные глобулы были обнаружены в пельтатных трихомах *Leonotis leonurus* (Ascensão et al., 1997) и в железках *Phillyrea latifolia* (Gravano et al., 1998), где синтезировались терпеноидные и фенольные соединения. Форма пластид у *Juglans* весьма разнообразна, к тому же рядом с оболочкой лейкопластов находятся ретикулярные футляры. Формирование комплекса пластид с эндоплазматическим ретикулумом характерно для различных железистых структур, секретирующих смолы и эфирные масла (Bosabalidis, Tsekos, 1982; Cheniclet, Carde, 1985; Raatikainen et al., 1992; Duke, Paul, 1993; Figueiredo, Pais, 1994; Ascensão et al., 1997), а также фенольные соединения (Valkama et al., 2003).

В трихомах у видов *Juglans* помимо синтеза ферментов вторичного обмена происходит также синтез белков, при этом развитие гранулярного эндоплазматического ретикулума в секреторных клетках коррелирует с высокой активностью аппарата Гольджи, формирующего окаймленные пузырьки (см. ссылки: Васильев, Муравник, 1993). Такая ультраструктурная картина у орехов связана с синтезом белков, необходимых для гидролиза клеточной оболочки в период ее разрыхления. Авторы, исследовавшие пельтатные железки завязи *Zeyheria montana*, объясняли обилие гранулярного ретикулума интенсивным синтезом белков, участвующих в продукции монотерпенов и алкалоидов (Machado et al., 2006).

У орехов различия между морфологическими типами трихом по количеству и составу секрета сопровождаются разницей в строении аппарата Гольджи. В отличие от пельтатных трихом и трихом на короткой ножке в трихомах на длинной ножке кроме окаймленных пузырьков формируются многочисленные крупные пузырьки с фибриллярным секретом, по-видимому, представляющим собой слизь, который выводится в оболочку. Благодаря слизистому компоненту капли секрета удерживаются на поверхности головки. Появление пузырьков Гольджи, секретирующих слизь, было характерно и для головчатых трихом *Leonotis leonurus*, тогда как в других типах трихом, покрывающих листья этого растения, синтез углеводного компонента не обнаруживался (Ascensão, Pais, 1998).

Заключение

Для секреторных клеток железистых трихом перикарпия у всех изученных видов *Juglans* характерно развитие эндоплазматического ретикулума цистерноидной и трубчатой формы, а также полиморфных лейкопластов, контактирующих с ретикулярными элементами. Такие особенности ультраструктуры свойственны клеткам, синтезирующим вещества терпеноидной и фенольной природы. Прямые доказательства присутствия в трихомах вторичных метаболитов будут представлены в дальнейших публикациях об использовании гистохимических и биохимических методов исследования.

Способность железистых трихом орехов синтезировать и накапливать вторичные метаболиты обусловливает их защитную функцию, которую выполняют эти структуры, отпугивая вредителей, оказавшихся на поверхности перикарпия. На основании различий в составе содержимого вакуолей и периплазматического пространства, в строении клеточной оболочки, в толщине кутикулы, а также в механизмах секреции можно сделать вывод, что разные типы трихом синтезируют разные вещества.

Виды *Juglans* различаются между собой по морфологии и размерам перикарпия, что в дальнейшем может быть использовано в таксономических целях.

Благодарности

Автор благодарит Н. П. Васильева за предоставленный материал из коллекции Ботанического института РАН им. В. Л. Комарова.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-49009).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехина Н. Д., Балнокин Ю. В., Гавриленко В. Ф. и др. Физиология растений. Учебник для студентов вузов. М., 2005. 640 с.

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.

Васильев А. Е., Котеева Н. К. Характеристика путей нектара из апоплазмы на поверхность нектарника // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 6. С. 854—864.

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Функциональная морфология аппарата Гольджи растительной клетки // Цитология. 1993. Т. 35. Вып. 1. С. 5—33.

Вшивкова Г. Ф., Нилов Г. И., Сивцев М. В., Баглаева Л. Ю. Юглон и аскорбат в плодах и листьях ореха грецкого разных форм // Физиология и биохимия культурных растений. 1979. Т. 11. № 2. С. 181—185.

Колесникова Р. Д., Улюкина М. К., Дерюжкин Р. И., Колесникова Т. П. Газожидкостная хроматография эфирных масел листьев некоторых видов семейства *Juglandaceae* // Растительные ресурсы. 1980. Т. 16. Вып. 3. С. 441—446.

Муравник Л. Е., Иванова А. Н. Ультраструктурная характеристика секреторных клеток листовых железок растений *Droseraceae* в связи с синтезом нафтохинонов. 1. Вакуоли и клеточная оболочка // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 11. С. 16—25.

Муравник Л. Е. Значение морфологических и ультраструктурных признаков железистых волосков для систематики рода *Drosera* (*Droseraceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 12. С. 14—24.

Alfenito M. R., Souer E., Goodman C. D. et al. Functional complementation of anthocyanin sequestration in the vacuole by widely divergent glutathione S-transferases // Plant Cell. 1998. Vol. 10. P. 1135—1149.

Ascensão L., Marques N., Marques N., Pais M. S. Peltate glandular trichomes of *Leonotis leonurus* leaves: ultrastructure and histochemical characterization of secretions // Int. J. Plant Sci. 1997. Vol. 158. N 3. P. 249—258.

Ascensão L., Mota L., Castro De M. Glandular trichomes on the leaves and flowers of *Plectranthus ornatus*: morphology, distribution and histochemistry // Ann. Bot. 1999. Vol. 84. N 4. P. 437—447.

Ascensão L., Pais M. S. The leaf capitate trichomes of *Leonotis leonurus*: histochemistry, ultrastructure and secretion // Ann. Bot. 1998. Vol. 81. N 2. P. 263—271.

Bisio A., Corallo A., Gastaldo P. et al. Glandular hairs and secreted material in *Salvia blepharophylla* Brandegee ex Epling grown in Italy // Ann. Bot. 1999. Vol. 83. N 4. P. 441—452.

Bosabalidis A. M. Glandular trichomes in *Satureja thymbra* leaves // Ann. Bot. 1990. Vol. 65. N 1. P. 71—78.

Bosabalidis A. M., Tsekos I. Glandular scale development and essential oil secretion in *Origanum dictamnus* L. // Planta. 1982. Vol. 156. N 6. P. 496—504.

Bourett T. M., Howard R. J., O'Keefe D. P., Hallahan D. L. Gland development on leaf surfaces of *Nepeta racemosa* // Int. J. Plant Sci. 1994. Vol. 1155. N 5. P. 623—632.

Cheniclet C., Carde J.-P. Presence of leucoplasts in secretory cells and of monoterpenes in the essential oil: a correlative study // Israel J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 219—238.

Corsi G., Bottega S. Glandular hairs of *Salvia officinalis*: new data on morphology, localization and histochemistry in relation to function // Ann. Bot. 1999. Vol. 84. N 5. P. 657—664.

Deus-Neumann B., Zenk M. H. Accumulation of alkaloids in plant vacuoles does not involve an ion-trap mechanism // Planta. 1986. Vol. 166. N 1. P. 44—53.

Duke S. O., Paul R. N. Development and fine structure of the glandular trichomes of *Artemisia annua* L. // J. Plant Sci. 1993. Vol. 154. N 1. P. 107—118.

Fahn A. Secretory tissues in plants. London etc, 1979. 302 p.

Figueiredo A. C., Pais M. S. Ultrastructural aspects of the glandular cells from the secretory trichomes and from the cell suspension cultures of *Achillea millefolium* L. ssp. *millefolium* // Ann. Bot. 1994. Vol. 74. N 2. P. 179—190.

Fotedar R. L. Leaf epidermal structures in *Juglans regia* // Phytomorphology. 1986. Vol. 36. N 3—4. P. 331—336.

Gravano E., Tani C., Bennici A., Gucci R. The ultrastructure of glandular trichomes of *Phillyrea latifolia* L. (*Oleaceae*) leaves // Ann. Bot. 1998. Vol. 81. N 2. P. 327—335.

Hanlidou E., Kokkini S., Bosabalidis A. M., Bessiere J.-M Glandular trichomes and essential oil constituents of *Calamintha menthifolia* (*Lamiaceae*) // Plant. Syst. Evol. 1991. Vol. 177. N 1—2. P. 17—26.

Harborne J. H., Williams C. A. Advances in flavonoid research since 1992 // Phytochem. 2000. Vol. 55. N 6. P. 481—504.

Heinrich G., Pfeifhofer H. W., Stabentheiner E., Sawidis T. Glandular hairs of *Sigesbeckia jorullensis* Kunth (*Asteraceae*): morphology, histochemistry and composition of essential oil // Ann. Bot. 2002. Vol. 89. N 4. P. 459—469.

Heslop-Harrison Y. Enzyme release in insectivorous plants // Lysosomes in Biology and Pathology. Amsterdam, 1975. Vol. 4. P. 525—576.

Heslop-Harrison Y. Enzyme secretion and digest uptake in carnivorous plants / Perspectives in experimental biology. Ed. N. Sundersland. Oxford; New York, 1976. Vol. 2. P. 463—476.

Ioannidis D., Bonner L., Johnson C. B. UV-B is required for normal development of oil glands in *Ocimum basilicum* L. (Sweet Basil) // Ann. Bot. 2002. Vol. 90. N 4. P. 453—460.

Joel D. M., Juniper B. E. Cuticular gaps in carnivorous plant glands. In: The Plant Cuticle. Eds Cutler D. F., Alvin K. L., Price C. E. London; New York, 1982. Vol. 10. P. 121—130.

Juniper B. E., Robins R. J., Joel D. M. The carnivorous plants. London, 1989. 353 p.

Jurd L. The sterol and carbohydrate constituents of the walnut (*Juglans regia*) // J. Org. Chem. 1956. Vol. 21. N 7. P. 759—760.

Kim E.-S., Mahlberg P. G. Secretory cavity development in glandular trichomes of *Cannabis sativa* L. (*Cannabaceae*) // Am. J. Bot. 1991. Vol. 78. P. 220—229.

Luczak S., Swiatek L., Zadernowski R. Phenolic acids in leaves and pericarp of walnut *Juglans regia* // Acta pol. pharm. 1989. Vol. 46. N 5—6. P. 494—499.

Machado S. R., Gregorio E. A., Gumarães E. Ovary peltate trichomes of *Zeyheria montana* (*Bignoniaceae*): developmental ultrastructure and secretion in relation to function // Ann. Bot. 2006. Vol. 97. N 3. P. 357—369.

Mol J., Grotewold E., Koes R. How genes paint flowers and seeds [Reviews] // Trends in Plant Science. 1998. Vol. 3. N 6. P. 212—217.

Raatikainen O. J., Taipale H. T., Pelttari A., Lapinjoki S. P. An electron microscope study of resin production and secretion by the glands of seedlings of *Betula pendula* Roth. // New Phytol. 1992. Vol. 122. P. 537—543.

Sacchetti G., Romagnoli C., Nicoletti M. et al. Glandular trichomes of *Calceolaria adscendens* Lidl. (*Scrophulariaceae*): histochemistry, development and ultrastructure // Ann. Bot. 1999. Vol. 83. N 1. P. 87—92.

Schnepf E. Tubuläres endoplasmatisches Reticulum in Drüsen mit lipophilen Ausscheidungen von *Ficus*, *Ledum* und *Salvia* // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1972. Bd 163. Hf 2. S. 113—125.

Schopker H., *Kneisel M.*, *Beerhues L.* et al. Phenylalanine ammonia-lyase and chalkone synthase in glands of *Primula kewensis* (W. Wats): immunofluorescence and immunogold localization // Planta. 1995. Vol. 196. P. 712—719.

Serrato-Valenti G., *Bisio A.*, *Cornara L.*, *Ciarallo G.* Structural and histochemical investigation of the glandular trichomes of *Salvia aurea* L. leaves, and chemical analysis of the essential oil // Ann. Bot. 1997. Vol. 79. N 3. P. 329—336.

Telepova M. N., *Budantzev A. L.*, *Shavarda A. L.* Etude comparative de la secretion des terpenes par les elements glandulaires foliaires chez differentes espices du genre *Dracocephalum* L. (*Labiatae*) // Bull. Soc. Bot. Fr. 1992. Vol. 139. N 3. P. 247—264.

Turner G. W., *Gershenzon J.*, *Croteau R. B.* Development of peltate glandular trichomes of peppermint // Plant Physiol. 2000. Vol. 124. N 2. P. 665—679.

Valkama E., *Salminen J.-P.*, *Koricheva J.*, *Pihlaja K.* Comparative analysis of leaf trichome structure and composition of epicuticular flavonoids in finnish birch species // Ann. Bot. 2003. Vol. 91. N 6. P. 643—655.

Vassilyev A. E. Quantitative ultrastructural data of secretory duct epithelial cells in *Rhus toxicodendron* // Int. J. Plant Sci. 2000. Vol. 161. N 4. P. 615—630.

Werker E. Function of essential oil-secreting glandular hairs in aromatic plants of the *Lamiaceae*. A review // Flavour and Fragrance. 1993. Vol. 8. P. 249—255.

Werker E., *Ravid U.*, *Putievsky E.* Structure of glandular hairs and identification of the main components of their secreted material in some species of the Labiatae // Israel J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 31—45.

Wiermann R. Secondary plant products and cell and tissue differentiation. In: The biochemistry of plants. New York, 1981. Vol. 7. P. 85—116.

Wink M. The plant vacuole: a multifunctional compartment // J. Exp. Bot. 1993. Vol. 44 (Suppl.). P. 231—246.

Winkel-Shirley B. Evidence for enzyme complexes in the phenylpropanoid and flavonoid pathways // Physiol. Plant. 1999. Vol. 107. P. 142—149.

SUMMARY

The morphological and ultrastructural features of different types of the pericarp trichomes in four *Juglans* species (*J. ailanthifolia*, *J. cordiformis*, *J. mandshurica* and *J. regia*) were studied. It was established, that glandular and non-glandular trichomes are formed on pericarp surface: the capitate trichomes on short stalk, the capitate trichomes on long stalk, the peltate trichomes and the simple hairs. The morphological type, dimensions as well as distribution of trichomes there are taxon-specific features. Mainly the capitate trichomes on short stalks, the capitate trichomes on long stalks and simple hairs are formed on *J. ailanthifolia* and *J. cordiformis* pericarp; the capitate trichomes on short stalks, the capitate trichomes on long stalks and peltate trichomes are primary ones in *J. mandshurica* and *J. regia* pericarp. The ultrastructural differences in cell wall and cuticle structure between three types of trichomes were determined. The thinnest cuticle (0.1 μm) is characteristic for trichomes on long stalks, it is twice thicker in trichomes on short stalks, it has 0.7 μm in peltate trichomes. The data that confirm differences in secret content and mechanisms of its transport from different types of trichomes are brought. It was suggested that synthesis of secondary metabolites, which are characteristic for secretory trichomes of studied plants, is carried out by endoplasmic reticulum and leucoplasts.

УДК 581.132 (234.851) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 11

© Т. К. Головко, Г. Н. Табаленкова, О. В. Дымова

ПИГМЕНТНЫЙ КОМПЛЕКС РАСТЕНИЙ ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

T. K. GOLOVKO, G. N. TABALENKOVA, O. V. DYMOVA.
PIGMENT APPARATUS OF SUBPOLAR URAL PLANTS

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
Факс (8212) 24-01-63
E-mail: t_golovko@ib.komisc.ru

Поступила 23.08.2006
Окончательный вариант получен 10.05.2000

Исследовали содержание и соотношение фотосинтетических пигментов в листьях 35 видов растений, произрастающих на Приполярном Урале в районе верхнего течения р. Кожим (национальный парк «Югыд-Ва»). Содержание пигментов в большой степени зависело от вида и жизненной формы, чем от географической принадлежности. Большинство растений характеризовались сравнительно низким накоплением зеленых пигментов (сух. массы 3—6 мг/г). Доля хлорофиллов (хл) светособирающего комплекса фотосистем составляла в среднем 50—65 %, но встречались виды, у которых величина этого показателя достигала 75—70 %. Выявлена тесная положительная связь между содержанием зеленых и желтых пигментов. У растений арктоальпийской и гипоарктической, а также бореальной групп величина соотношения хл/каротиноиды составляла в среднем 2.9 и 3.2 соответственно. Это указывает на повышенное содержание каротиноидов, играющих важную роль в устойчивости фотосинтетического аппарата растений.

Ключевые слова: хлорофиллы, каротиноиды, виды растений, жизненная форма, географический элемент, Приполярный Урал, адаптация.

Исследования флористического разнообразия на функциональном уровне необходимы для понимания приспособления растений к условиям существования, распространения видов, прогнозирования динамики растительности при глобальном изменении климата и обострении проблем региональной экологии (Bazzaz, 1996; Fitter, Hay, 2002; Larcher, 2003). Наиболее информативными для характеристики функционального состояния и продуктивности растений считаются показатели фотосинтетического аппарата (Зеленский, 1977; Пьянков, Мокроносов, 1993; Головко, 2005).

Еще В. Н. Любименко (1963) на основе изучения фотосинтетических пигментов разработал представления об эволюционно сформировавшихся типах световых и теневых растений, отметил закономерное снижение содержания хлорофилла у растений умеренной зоны по сравнению с тропическими. В литературе современные сведения о пигментной системе растений разных ботанико-географических зон немногочисленны (Лукьянова и др., 1986; Попова и др., 1989; Корнюшенко, Соловьева, 1992; Maslova, Popova, 1993; Маслова и др., 1996). Показано, что большинство растений крайне суровых местообитаний (арктические, высокогорные, пустынные) отличаются сравнительно низким содержанием фотосинтетических пигментов. Для горных видов характерно повышенное накопление каротиноидов, а для арктических — хлорофиллов, принадлежащих светособирающему комплексу.

На Севере рост и развитие растений ограничиваются бедностью и кислотностью почв, температурными перепадами, недостатком тепла, коротким периодом вегетации. Общий положительный радиационный баланс складывается за счет длинного дня в первой половине вегетации. В этих условиях фотосинтетическая система растений испытывает дополнительное напряжение, что не может не сказываться и на пигментном аппарате.

Целью работы было изучение содержания и соотношения хлорофиллов и каротиноидов у растений Приполярного Урала в связи с их адаптацией к условиям Севера.

Материал и методика

Район исследований — бассейн верхнего течения р. Кожим — расположен в подзоне крайнесеверной тайги (Юдин, 1954). Климат региона суровый, с длительной, холодной зимой и коротким прохладным летом; вегетационный период длится примерно 60 дней. Среднегодовая температура воздуха составляет –5 °C, средняя температура самого теплого месяца июня около +10 °C. В период активной вегетации, даже в самое теплое время, возможны значительные суточные перепады температуры: от 20—25 °C в дневные часы до заморозков ночью.

Растительный покров территории довольно пестрый. До высоты 500 м над ур. м. распространены леса, выше они сменяются ерниковыми и мохово-лишайниковыми горными тундрами. По данным С. В. Дегтевой и В. А. Мартыненко (2000), локальная флора бассейна р. Кожим насчитывает 371 вид. Локальная флора бассейна р. Балбань-ю (приток р. Кожим), где проводились наши исследования, включает 344 вида (Тарбаева, Напалкова, 2003). Более половины видового состава представлено десятком ведущих семейств, подчеркивающих бореальный характер флоры. Основной жизненной формой являются многолетние травы (87 %), распространены кустарники и кустарнички (10 %); древесных пород всего 2 %, но они составляют основной тип растительности, представленный горными лесами (Мартыненко, Дегтева, 2003).

В первой половине июля 2002—2004 гг. нами были получены данные о пигментном комплексе 35 видов растений, что составляет около 10 % видового разнообразия (см. таблицу). В их числе многолетние травы — 17 видов, кустарники и

Содержание и соотношение фотосинтетических пигментов в листьях растений Приполярного Урала, мг/г$_{\text{сух. массы}}$

№ вида	Вид	Хл *a*	Хл *b*	ССК, %	Хл *a*/ Хл *b*	Каротиноиды	Хлорофилл/каротиноиды
1	*Achillea nigrescens*	1.90 ± 0.06	0.70 ± 0.01	62	2.7	0.70 ± 0.01	3.7
2	*Alchemilla murbeckiana*	3.00 ± 0.10	1.10 ± 0.09	58	2.7	1.10 ± 0.08	3.7
3	*Amoria repens*	6.30 ± 0.40	2.10 ± 0.07	54	3.0	2.60 ± 0.20	3.2
4	*Arctous alpina*	1.50 ± 0.04	0.80 ± 0.04	79	1.9	0.60 ± 0.01	3.8
5	*Artemisia tilesii*	4.80 ± 0.08	1.60 ± 0.04	56	2.9	2.30 ± 0.10	3.0
6	*Astragalus frigidus*	11.0 ± 0.55	2.80 ± 0.13	45	3.8	5.10 ± 0.25	2.7
7	*A. norvegicus*	9.20 ± 0.70	2.60 ± 0.20	48	3.6	3.90 ± 0.10	2.9
8	*Atragene sibirica*	5.40 ± 0.27	1.70 ± 0.07	52	3.1	2.40 ± 0.12	2.9
9	*Bartsia alpina*	3.20 ± 0.20	0.80 ± 0.10	43	4.0	1.70 ± 0.06	2.3
10	*Betula nana*	3.90 ± 0.19	1.20 ± 0.05	52	3.1	1.40 ± 0.07	3.4
11	*Calamagrostis purpurea*	3.80 ± 0.22	1.23 ± 0.10	54	3.0	1.10 ± 0.06	4.3
12	*Carex aquatilis*	4.00 ± 0.22	1.34 ± 0.08	55	2.9	0.90 ± 0.09	5.3
13	*Cystopteris dickieana*	4.10 ± 0.07	1.40 ± 0.10	57	2.9	2.10 ± 0.20	2.6
14	*Diapensia lapponica*	1.20 ± 0.05	0.40 ± 0.02	60	3.0	0.60 ± 0.01	2.7
15	*Empetrum hermaphroditum*	1.80 ± 0.09	0.70 ± 0.03	61	2.6	0.90 ± 0.04	2.7
16	*Hedysarum arcticum*	7.80 ± 0.39	2.00 ± 0.09	44	3.9	3.80 ± 0.19	2.5
17	*Larix sibirica*	1.20 ± 0.06	0.60 ± 0.03	68	1.8	0.80 ± 0.04	2.3
18	*Ledum decumbens*	2.50 ± 0.12	0.90 ± 0.04	60	2.6	1.20 ± 0.06	2.7

Продолжение таблицы

№ вида	Вид	Хл *a*	Хл *b*	ССК, %	Хл *a*/ Хл *b*	Каротиноиды	Хлорофилл/каротиноиды
19	*Lycopodium clavatum*	1.20 ± 0.02	0.40 ± 0.01	61	3.0	0.70 ± 0.04	2.3
20	*Lycopodium annotinum*	1.50 ± 0.05	0.50 ± 0.01	57	3.0	0.80 ± 0.05	2.5
21	*Pedicularis verticillata*	6.30 ± 0.40	1.90 ± 0.10	53	3.3	3.50 ± 0.20	2.3
22	*Pentaphylloides fructosa*	3.60 ± 0.18	1.10 ± 0.05	52	3.2	1.70 ± 0.08	2.7
23	*Phyllodoce caerulea*	1.76 ± 0.04	0.91 ± 0.01	75	1.9	0.57 ± 0.02	4.6
24	*Pyrola rotundifolia*	3.70 ± 0.20	2.10 ± 0.20	79	1.8	1.70 ± 0.07	3.3
25	*Rhodiola rosea*	4.80 ± 0.09	1.90 ± 0.10	61	2.5	2.20 ± 0.20	3.1
26	*Rosa acicularis*	1.90 ± 0.06	0.60 ± 0.01	52	3.2	1.20 ± 0.09	2.1
27	*Rubus chamaemorus*	2.21 ± 0.08	1.07 ± 0.09	71	2.1	0.83 ± 0.10	3.9
28	*Salix dasyclados*	4.10 ± 0.20	1.00 ± 0.04	45	3.8	1.90 ± 0.09	2.6
29	*S. nummularia*	3.60 ± 0.20	1.10 ± 0.02	50	3.3	1.60 ± 0.06	2.9
30	*S. reticulata*	3.70 ± 0.18	1.10 ± 0.05	52	3.2	1.30 ± 0.06	3.5
31	*Tanacetum bipinnatum*	2.50 ± 0.10	0.70 ± 0.10	51	3.6	1.30 ± 0.07	2.5
32	*Vaccinium myrtillus*	3.00 ± 0.18	1.30 ± 0.10	67	2.2	0.90 ± 0.02	4.4
33	*V. uliginosum*	1.60 ± 0.03	0.60 ± 0.01	61	2.6	0.80 ± 0.04	2.7
34	*Valeriana wolgensis*	4.10 ± 0.10	1.50 ± 0.09	58	2.7	1.90 ± 0.10	3.0
35	*Woodsia glabella*	2.80 ± 0.10	1.20 ± 0.08	65	2.3	1.10 ± 0.09	3.6

Примечание. ССК — доля хлорофиллов светособирающего комплекса.

кустарнички — 12, папоротники — 2, плауны — 2, лианы — 1 и деревья — 1 вид. Согласно классификации Н. А. Секретаревой (2004), среди исследованных видов преобладают представители арктоальпийской и гипоарктической флор (более 20 видов). Арктический элемент представлен всего 2 видами. Остальные виды относятся к бореальной группе.

Для определения содержания пигментов образцы листьев отбирали в 5-кратной повторности с 20—30 хорошо развитых растений. Большинство травянистых видов растений в период отбора проб находилось в фазе цветения. Фотосинтетические пигменты фиксировали кипящим 100%-м ацетоном (Сапожников и др., 1978). До транспортировки в лабораторию образцы хранили в темноте при температуре 5—7 °С. Содержание зеленых и желтых пигментов определяли спектрофотометрически на приборе UV-1700 (Shimadzu, Япония) в ацетоновой вытяжке по оптической плотности при длинах волн 662, 645 нм (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды) (Маслова и др., 1986). Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по формуле [(Хл *a* + 1.2 · Хл *b*)/(Хл *a* + Хл *b*)], приняв, что практически весь хлорофилл *b* находится в ССК, а соотношение хлорофиллов *a* и *b* в этом комплексе равно 1.2 : 1 (Lichtenthaler, 1987).

Результаты обрабатывали с использованием стандартных статистических методов (Вознесенский, 1969; Лакин, 1973). В таблице и на рисунках приведены средние величины со стандартной ошибкой.

Результаты и обсуждение

Анализ полученных данных выявил существенную дифференциацию видов по содержанию фотосинтетических пигментов, что отчетливо проявляется по диапазону варьирования содержания хлорофиллов (1.5—14 $\text{мг/г}_{\text{сух. массы}}$) и каротиноидов (0.5—5 $\text{мг/г}_{\text{сух. массы}}$) (см. таблицу, рис. 1). При этом в годы проведения иссле-

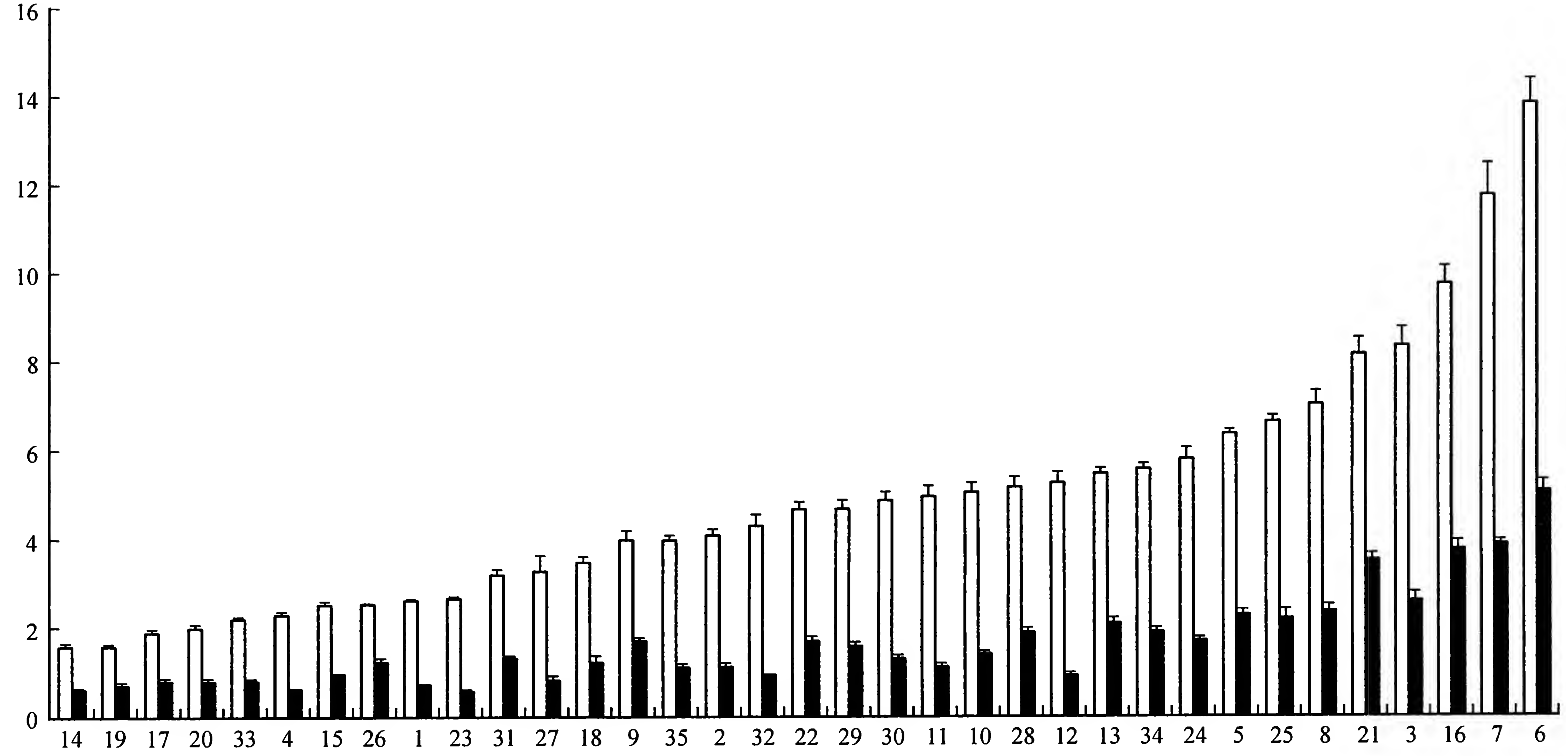


Рис. 1. Содержание зеленых и желтых пигментов в листьях растений Приполярного Урала.

Светлые столбики — хлорофиллы *a* и *b*, темные — каротиноиды. По оси абсцисс — виды, по оси ординат — содержание пигментов, мг/г$_{\text{сухой массы}}$. Название вида см. под соответствующим номером в таблице.

дований содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов) в листьях одних и тех же видов растений варьировало в разной степени: у травянистых слабее, чем у кустарничков (рис. 2). Среди изученных видов повышенным содержанием зеленых пигментов характеризовались бобовые (*Hedysarum arcticum*, *Astragalus norvegicus* и *A. frigidus*). Очень низким накоплением хлорофиллов (<2.5 мг/г) отличались *Larix sibirica*, кустарнички (*Empetrum hermaphroditum*, *Phyllodoce caerulea*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*) и некоторые травянистые растения (*Lycopodium clavatum* и *Lycopodium annotinum*, *Diapensia lapponica*). У более 60 % исследованных видов содержание зеленых пигментов в листьях было сравнительно низким и составляло 3—6 мг/$г_{\text{сух. массы}}$.

Величина соотношения хлорофиллов *a*/*b* варьировала в пределах 2.0—3.5 и лишь у отдельных видов (*Bartsia alpina*, *Salix dasyclados*, *Astragalus frigidus* и *Hedysarum arcticum*) доходила до 3.8—4.0 (см. таблицу). Доля хлорофиллов, принадлежащих ССК, у большинства видов растений составляла 50—65 %. Небольшим пулом пигментов ССК (43—45 %) отличались *Bartsia alpina*, *Astragalus frigidus* и *Hedysarum arcticum*, а из полудревесных — *Salix dasyclados*. Только у 2 видов — *Arctous alpine* и *Pyrola rotundifolia* — значительная часть пигментного фонда (около 80 %) была представлена антенными хлорофиллами.

Количество желтых пигментов было выше у растений, содержащих больше зеленых пигментов, о чем свидетельствует тесная корреляция этих показателей (рис. 3). У большинства видов содержание каротиноидов составляло 1.5—2.5 мг/$г_{\text{сух. массы}}$. Низкий уровень накопления желтых пигментов (0.6—0.8 мг/$г_{\text{сух. массы}}$) был отмечен у *Diapensia lapponica*, *Arctous alpine*, *Phyllodoce caerulea*, *Achillea nigrescens*, *Lycopodium clavatum*, *L. annotinum* и *Vaccinium uliginosum*. В то же время у некоторых бобовых (*Hedysarum arcticum*, *Astragalus frigidus*) и *Pedicularis verticillata* их содержание достигало 4—5 мг/$г_{\text{сух. массы}}$.

Как уже отмечалось, содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений с высоким и низким уровнем накопления фотосинтетических пигментов отличалось почти на порядок. Однако различия в соотношении зеленых и желтых пигментов были выражены меньше: величины соотношения хлорофилл/каротиноиды варьировали в диапазоне 2.1—5.3. При этом у 85 % видов содержание желтых пигментов было в 2.5—3.0 раза меньше, чем зеленых. Исключение составили *Calamagrostis purpurea*, *Vaccinium myrtillus*, *Phyllodoce caerulea* и *Carex aquatilis*, у которых величина данного показателя достигала 4.3—5.3.

Сравнение растений разных жизненных форм выявило среди выделенных групп виды как с низким, так и с высоким уровнем накопления хлорофиллов и каротиноидов (рис. 4). Особенно это характерно для травянистых многолетников, среди которых найдены виды с очень низким (*Diapensia lapponica*) и высоким (*Astragalus frigidus*) содержанием фотосинтетических пигментов. В целом многолетние травянистые растения и, прежде всего, бобовые травы превышали полудревесные растения (кустарники и кустарнички) по содержанию хлорофиллов и каротиноидов. Среди кустарников сравнительно высоким накоплением зеленых пигментов (4—5 мг/$г_{\text{сух. массы}}$) характеризуются виды родов *Salix*, *Betula nana* и *Pentaphylloides fruticosa*. Им не уступают папоротники. У плаунов концентрация пигментов низкая.

Сопоставление растений по типам широтных ареалов (рис. 5) показывает, что арктоальпийские и гипоарктические виды не уступают бореальным по уровню накопления хлорофиллов и каротиноидов. Судя по величине соотношения хлорофиллы/каротиноиды, у арктоальпийских и гипоарктических видов (2.9) относительное содержание желтых пигментов несколько выше, чем у бореальных (3.2).

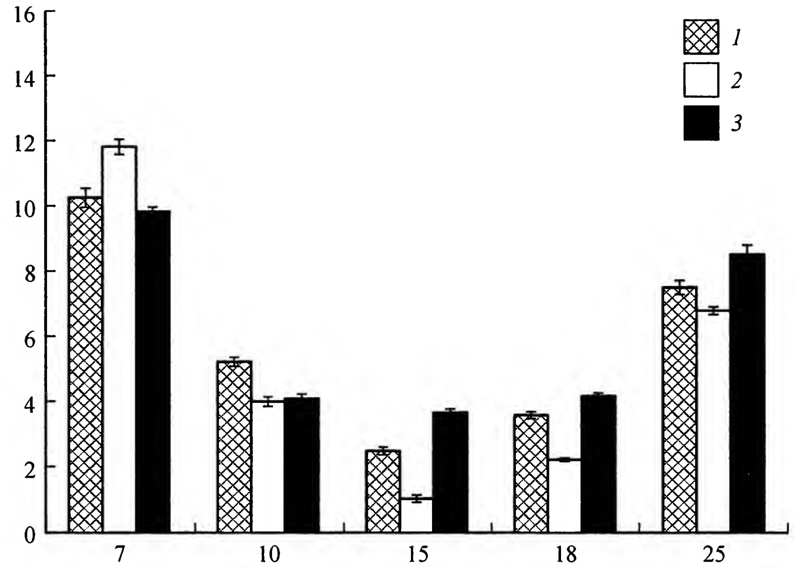


Рис. 2. Содержание хлорофиллов в листьях растений Приполярного Урала в разные годы.

Годы: *1* — 2002 г., *2* — 2003 г., *3* — 2004 г. По оси абсцисс — виды, по оси ординат — содержание хлорофиллов, мг/г$_{\text{сухой массы}}$. Название видов см. под соответствующим номером в таблице.

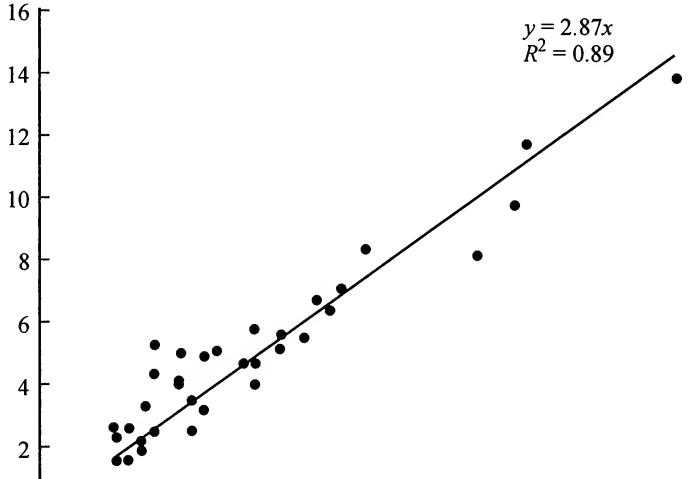


Рис. 3. Корреляционная связь ($r = 0.95$) между содержанием хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений Приполярного Урала.

Точками обозначены 35 видов растений, представленных в таблице. Корреляционная связь значима при $P = 99.9$ %. По оси абсцисс — мг/г$_{\text{сухой массы}}$, по оси ординат — содержание хлорофиллов, мг/г$_{\text{сухой массы}}$.

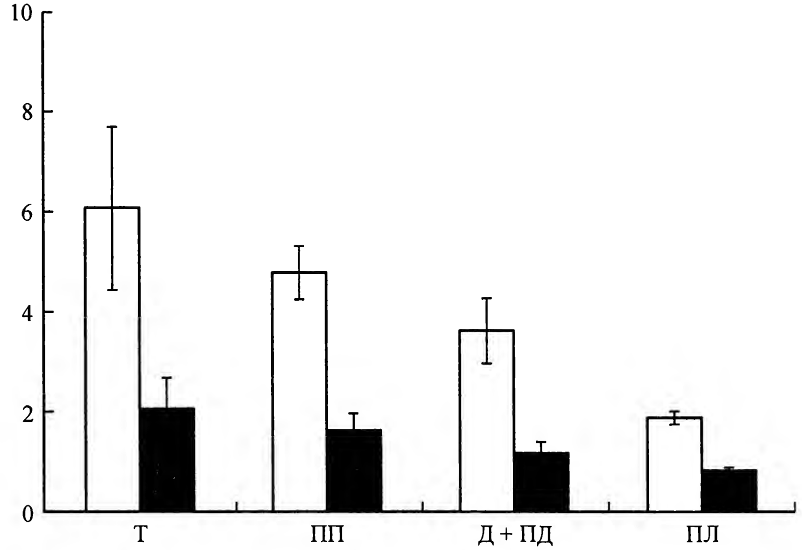


Рис. 4. Содержание хлорофиллов (светлые столбики) и каротиноидов (темные столбики) в группах растений Приполярного Урала, представляющих разные жизненные формы.

По оси абсцисс — жизненные формы, по оси ординат — содержание пигментов, мг/г$_{\text{сух. массы}}$. Т — травы, Д — деревья, ПД — кустарники и кустарнички, ПП — папоротники, ПЛ — плауны.

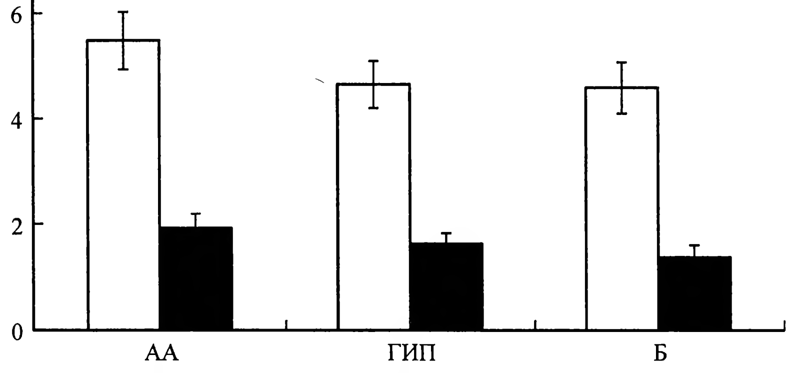


Рис. 5. Содержание хлорофиллов (светлые столбики) и каротиноидов (темные столбики) в группах растений Приполярного Урала из разных широтных ареалов.

По оси абсцисс — группы широтных ареалов, по оси ординат — содержание пигментов, мг/г$_{\text{сухой массы}}$. АА — аркто-альпийская, ГИП — гипоарктическая, Б — бореальная.

Таким образом, изучение пигментного комплекса растений Приполярного Урала показало, что содержание и соотношение фотосинтетических пигментов варьирует значительно в зависимости от вида и жизненной формы и в меньшей степени от географической группы. Следует отметить, что в целом растения данного района характеризуются сравнительно невысокими концентрациями хлорофиллов. Согласно современным данным, содержание зеленых пигментов на единице площади растительного покрова тесно коррелирует с первичной продуктивностью: за год с помощью энергии, поглощенной 1 кг хлорофилла, растительные ассоциации разных биомов связывают в среднем 120—300 кг углерода (Воронин и др., 1995, 2004).

Растения Приполярного Урала отличаются пониженным соотношением хл *a*/*b* (см. таблицу). Это означает, что значительная часть хлорофиллов принадлежит светособирающему комплексу фотосистем. Как показали наши данные, доля хлорофиллов, локализованных в ССК, у большинства растений превышала 50 % от общего фонда зеленых пигментов. По мнению некоторых авторов (Maslova, Popova, 1993), повышенное содержание антенного хлорофилла у арктических растений компенсирует общий низкий уровень накопления зеленых пигментов. Мы связываем это с адаптацией фотосинтетического аппарата к световым условиям обитания. По-видимому, за счет увеличения доли пигментов-светосборщиков, растения высоких широт более эффективно используют свет в период «белых» ночей и обеспечивают большую суточную продолжительность положительного газообмена.

Нами установлено, что у растений Приполярного Урала уровень накопления каротиноидов коррелировал с содержанием хлорофиллов. Это согласуется с данными И. А. Поповой с соавт. (1989), которые также обнаружили соответствие между количеством зеленых и желтых пигментов в пигментном аппарате растений различных ботанико-географических зон. По полученным нами данным, величина соотношения хл/каротиноиды составляла в среднем 2.5—3.0. Известны также величины данного соотношения для растений разных регионов (Попова и др., 1989; Maslova, Popova, 1993). По этому показателю растения Приполярного Урала ближе всего к растениям Восточного Памира. Каротиноиды играют важную роль в фотосинтезе, выполняют функции светосборщиков и фотопротекторов (Demmig-Adams, Adams, 1992; Cuttriss, Pogson, 2004; Latowski et al., 2004). Поэтому относительно высокий уровень желтых пигментов в листьях исследованных растений можно рассматривать как адаптивную реакцию, направленную на повышение устойчивости фотосинтетического аппарата, предотвращение его фотодинамической деструкции в суровых северных условиях. Нельзя также исключить значение каротиноидов как компонентов антенного комплекса, способствующих более эффективному использованию света в течение короткого северного лета.

Таким образом, полученные данные позволили выявить свойства фотосинтетического аппарата растений Приполярного Урала, свидетельствующие об относительно высоком содержании каротиноидов, играющих важную роль в стабилизации фотосинтетической функции.

Благодарности

Авторы выражают признательность Т. Г. Масловой и Н. Н. Слемневу за ценные замечания, сделанные при подготовке рукописи к печати.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48255, № 07-04-00436) и совместной целевой программы поддержки междисциплинарных проектов, выполняемых в содружестве с учеными Уральского, Сибирского и Дальневосточного отделений РАН: проект «Оценка устойчивости фотосинтезирующего звена искусственной экосистемы при включении в массообмен растительных отходов и экзометаболитов человека».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вознесенский В. Л. Первичная обработка экспериментальных данных: практические приемы и примеры. Л., 1969. 83 с.

Воронин П. Ю., Ефимцев Е. И., Васильев А. А. и др. Проективное содержание хлорофилла и биоразнообразие растительности основных ботанико-географических зон России // Физиол. растений. 1995. Т. 42. № 3. С. 295—302.

Воронин П. Ю., Коновалов П. В., Болондинский В. К., Кайбияйнен Л. К. Хлорофилльный индекс и фотосинтетический сток углерода в лесах северной Евразии // Физиол. растений. 2004. Т. 51. № 3. С. 390—395.

Головко Т. К. Актуальные вопросы экофизиологии растений // Структурно-функциональные особенности биосистем Севера (особи, популяции, сообщества): Матер. конф. Ч. 1. Петрозаводск, 2005. С. 88—91.

Дегтева С. В., Мартыненко В. А. Растительность и флора природного парка «Югыд-Ва» (Республика Коми) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 11. С. 76—86.

Заленский О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. (37-е Тимирязевское чтение). Л., 1977. 56 с.

Корнюшенко Г. А., Соловьева Л. В. Экологический анализ содержания пигментов в листьях горно-тундровых кустарничков // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 55—77.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1973. 343 с.

Лукьянова Л. М., Марковская Е. Ф., Булычева Т. М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики (Хибинский горный массив). Апатиты, 1986. 127 с.

Любименко В. Н. Работы по фотосинтезу и приспособлению растений к свету. Киев, 1963. Т. 1. 598 с.

Мартыненко В. А., Дегтева С. В. Конспект флоры национального парка «Югыд-Ва» (Республика Коми). Екатеринбург, 2003. 108 с.

Маслова Т. Г., Попова И. А., Корнюшенко Г. А., Королева О. Я. Развитие представлений о функционировании виолаксантинового цикла в фотосинтезе // Физиол. растений. 1996. Т. 43. С. 437—449.

Маслова Т. Г., Попова И. А., Попова О. Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиол. растений. 1986. Т. 33. С. 615—619.

Попова И. А., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. Особенности пигментного аппарата растений разных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л., 1989. С. 115—130.

Пьянков В. И., Мокроносов А. Т. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиол. растений. 1993. Т. 40. № 4. С. 515—531.

Сапожников Д. И., Маслова Т. Г., Попова О. Ф. и др. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов пластид // Бот. журн. 1978. Т. 63. С. 1586—1592.

Секретарева Н. А. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий / Под ред. Н. В. Матвеевой. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 131 с.

Тарбаева В. М., Напалкова А. В. Конспект флоры бассейна р. Кожим (Национальный парк «Югыд-Ва»). СПб., 2003. 32 с.

Юдин Ю. П. Растительность // Производительные силы Коми АССР. Т. III. Часть 1. Растительный мир / Под ред. Н. Е. Кабанова. М., 1954. С. 16—42.

Bazzaz F. Plants in changing environments: linking physiological, populations and community ecology. Cambridge University Press. 1996. 312 p.

Cuttriss A., Pogson B. Carotenoids // Plants pigments and their manipulation. Annu. Pl. Rev. Vol. 14. Blackwell Publ. 2004. P. 57—91.

Demmig-Adams B., Adams III W. W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1992. Vol. 43. P. 599—626.

Fitter A. H., Hay R. K. M. Environmental physiology of plants. San Diego etc, 2002. 367 p.

Larcher W. Physiological plant ecology: ecophysiology and stress ecology of functional groups. Berlin etc, 2003. 513 p.

Latowski D., Grzyb J., Strzalka K. The xanthophyll cycle — molecular mechanisms and physiological significance // Acta Physiol. Plant. 2004. Vol. 26. N 2. P. 197—212.

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods Enzymol. 1987. Vol. 148. P. 350—382.

Maslova T. G., Popova I. A. Adaptive properties of the pigment systems // Photosynthetica. 1993. Vol. 29. P. 195—203.

SUMMARY

The content and ratio of photosynthetic pigments in leaves of 35 species growing in the Subpolar Ural Mountaines (the national park «Yugyd-Va»), was investigated. The majority of plants was characterized by comparatively low chlorophyll (Chl) content (3—6 mg/g DW), the share of Chl belonging to light-harvesting complex was 55—65 %. The ratio chlorophyll/carotenoids varied within 2.9—3.2 for the arctalpine, hypoarctic and boreal latitudinal groups. There is a positive correlation between green and yellow pigments content. It was concluded that the relatively high content of carotenoids play a major role in the stability of the photosynthetic apparatus in the cold climate conditions.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.293.392 (571.54)

© Г. П. Урбанавичюс,[1] И. Н. Урбанавичене,[2] Т. Н. Отнюкова[3]

PHAEOPHYSCIA DISSECTA (*PHYSCIACEAE*, *LECANORALES*) — НОВЫЙ ВИД ЛИШАЙНИКА ИЗ ЮЖНОЙ СИБИРИ (РОССИЯ)

G. P. URBANAVICHUS, I. N. URBANAVICHENE, T. N. OTNUKOVA.
PHAEOPHYSCIA DISSECTA (*PHYSCIACEAE*, *LECANORALES*),
A NEW LICHEN SPECIES FROM THE SOUTHERN SIBERIA (RUSSIA)

[1] Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН
184209 Апатиты, Мурманская обл., ул. Ферсмана, 14а
E-mail: urban@aprec.ru
[2] Байкальский государственный природный биосферный заповедник
671120 Танхой, Республика Бурятия
E-mail: urban@aprec.ru
[3] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, Институт Леса
E-mail: t_otn@ksc.krasn.ru
Поступила 14.11.2006
Окончательный вариант получен 18.01.2007

Описан новый вид лишайника *Phaeophyscia dissecta* (*Physciaceae*) из Южной Сибири (Байкальский заповедник, Республика Бурятия). Показаны отличия от близких видов, особенности экологии, распространение.

Ключевые слова: лишайники, новый вид, *Phaeophyscia dissecta*, *Physciaceae*, Южная Сибирь, Россия.

Во время обработки рода *Phaeophyscia* Moberg для флоры лишайников России в сборах территории Байкальского заповедника (Республика Бурятия) и Тоджинской котловины (Республика Тыва) были выделены образцы, явно отличающиеся от всех известных видов рода своеобразным талломом с сильно рассеченными лопастями.

Phaeophyscia dissecta G. Urban., I. Urban. et T. Otn. sp. nov. — Феофисция рассеченная (рис. 1, 2).

Thallus foliaceus, lobatus, irregularis, ca. 3—7 cm latus, plus minus laxe ad substratum adhaerens, esorediosus et exisidiosus. Lobi valde dichotomo-, intedum trichotomo-partiti vel raro pinnatisecti, angusti, (0.2—)0.5—0.7(—1.5) mm lati, incumbentes, apicem versus leviter vel modice concavi, frequenter ascendentes, superne grisei vel griseo-brunnei, subtus atri; rhizinis longissimis ad 2 mm lg., nigrescentibus apice pallidis, valde excedentibus, vagis; medulla albida. Stata corticalia paraplectenchymatica. Apothecia incognita. Pycnidia abundantia, nigra vel nigro-brunnescentia, semiimmersa; pycnoconidia ellipsoidea, 2.5—4 × 1 μm.

Affinitas. A *Phaeophyscia sciastra* icidiis nullis et lobis concavis, a *Phaeophyscia primaria* lobis angustis et valde dissectis, a *Phaeophyscia kairamoi* isidiis et pilis hyalinis nullis differt.

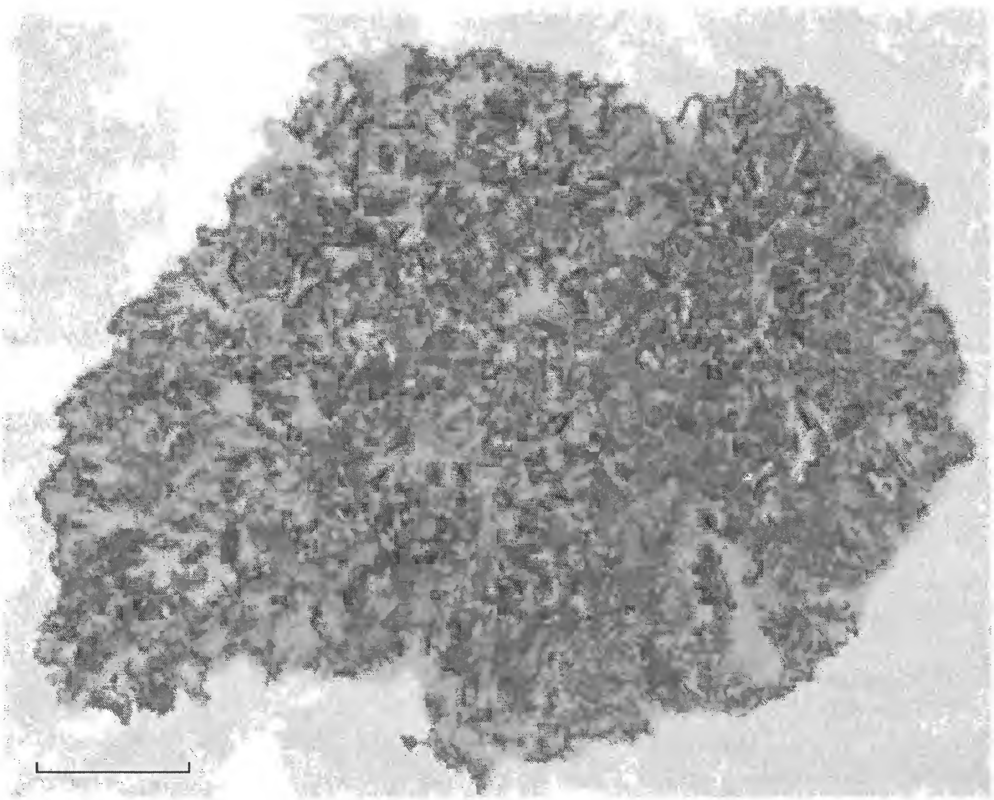


Рис. 1. Внешний вид таллома *Phaeophyscia dissecta*.

Масштабная линейка — 5 мм.

Holotypus: Russia, Buryatiya Republica, Dzhida district, declive australe jugi Chamar-Daban, in systemate fluminis Temnik, in fluminis Verchnjaja Chandagaita inferior, circa 3 km ex ostium, supra lapis ad ripam sinistram, 1120 m. s. m., 31 VII 2002, GU 310705-2, G. P. Urbanavichjus (LE).

Paratypi: Russia, Tyva Republica, depressionis Todzhinicae, in vicinis Toora-Hem, in fluminis Toora-Hem inferior, in systemate fluminis Biy-Hem, 850 m. s. m., supra lapis ad ripam sinistram, 27 VII 1995, 115, 135, T. N. Otnukova (LE).

Таллом листоватый, обычно неправильной формы, образует дерновники 3—7 см шир., более или менее рыхло прикрепленные к субстрату; без соредий и изидий. Лопасти сильно дихотомически, иногда трихотомически разделенные, редко перисторассеченные, узкие, (0.2—)0.5—0.7(—1.5) мм шир., налегающие друг на друга, по направлению к концам слегка или умеренно вогнутые, часто восходящие. Верхняя поверхность серая или серо-коричневая, нижняя — черная, с очень длинными, до 2 мм дл., черноватыми, на кончиках светлыми ризинами, далеко выступающими и торчащими в разные стороны. Сердцевина беловатая. Верхний и нижний коровой слой параплектенхимные. Апотеции неизвестны. Пикнидии черные, черно-коричневые, полупогруженные в таллом; конидии эллипсоидные, 2.5—4 × 1 мкм.

От *Phaeophyscia sciastra* отличается отсутствием изидий и вогнутыми лопастями, от *Ph. primaria* — более узкими и сильно рассеченными лопастями, от *Ph. kairamoi* — отсутствием изидий и гиалиновых волосков.

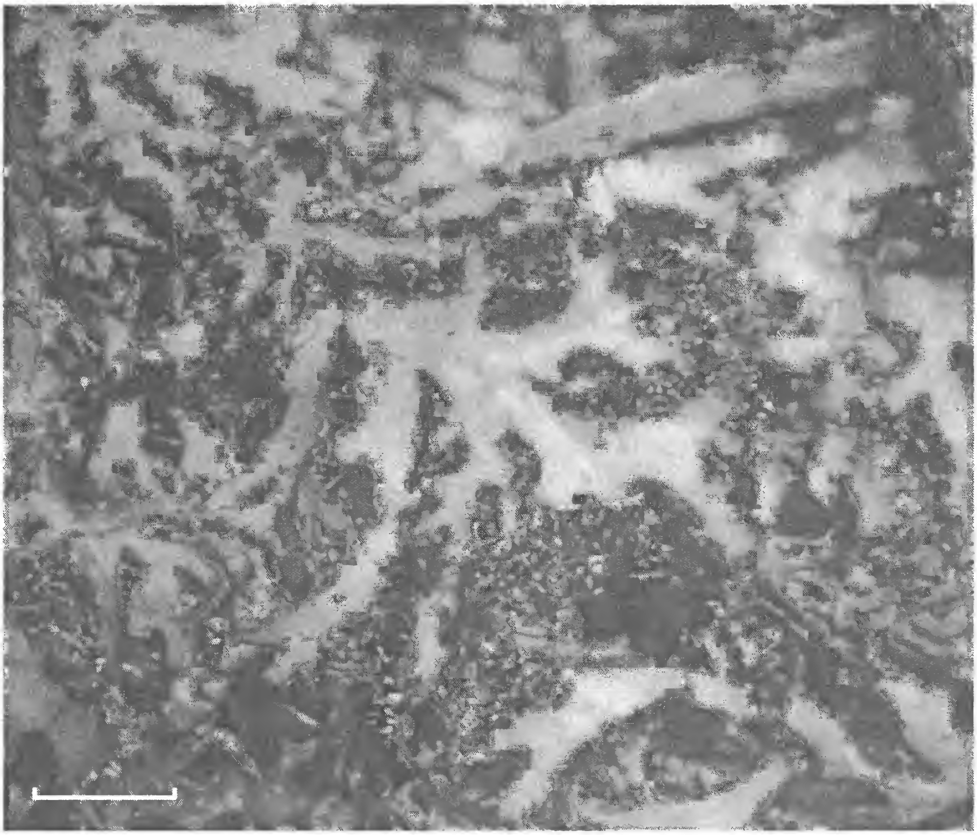


Рис. 2. Отдельная лопасть *Phaeophyscia dissecta.*

Масштабная линейка — 1 мм.

Голотип: Россия, Республика Бурятия, Джидинский р-н, хр. Хамар-Дабан, бассейн р. Темник, нижнее течение р. Верх. Хандагайта, примерно 3 км вверх по течению от ее устья, скалы на левом берегу, 1120 м над ур. м. 51°09′ с. ш., 105°01′ в. д. На замшелых камнях. 31 VII 2002. Г. П. Урбанавичюс (GU 310705-2). Хранится в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Паратип: Россия, Республика Тыва, Тоджинская котловина, 850 м над ур. м., окр. пос. Тоора-Хем, нижнее течение р. Тоора-Хем, бассейн р. Бий-Хем. 52°26′ с. ш., 96°05′ в. д. Лиственничный лес на берегу реки. На замшелых базальтовых глыбах. 27 VII 1995. Т. Н. Отнюкова (115, 135).

Изученные образцы: Россия, Республика Тыва, Тоджинская котловина, 850 м над ур. м., окр. пос. Тоора-Хем, нижнее течение р. Тоора-Хем, бассейн р. Бий-Хем. 52°26′ с. ш., 96°05′ в. д. Лиственничный лес на берегу реки. На замшелых базальтовых глыбах. 25 VII 1995. Т. Н. Отнюкова (114). — Там же, 29 VII 1995. Т. Н. Отнюкова (155). — Республика Бурятия, Джидинский р-н, хр. Хамар-Дабан, южный макросклон, Байкальский заповедник, долина р. Темник, 1.5 км ниже по течению от устья р. Ниж. Хандагайта, 1050 м над ур. м., 51°08′35″ с. ш., 105°11′30″ в. д. Склон южной экспозиции (убур), каменистая россыпь. На замшелых валунах. 4 VII 1997. И. Н. Урбанавичене, Г. П. Урбанавичюс (без номера). — Республика Бурятия, Кабанский р-н, хр. Хамар-Дабан, северный макросклон, Байкальский заповедник, бассейн р. Переемная, котловина Черного озера, 1080 м над ур. м., 51°21′40″ с. ш., 105°14′ в. д. Каменные глыбы на северном берегу озера. На замшелых валунах. 9 VIII 2001. Г. П. Урбанавичюс, И. Н. Урбанавичене (без номера). — Там же, 11 VIII 2002. Г. П. Урбанавичюс, И. Н. Урбанавичене (GU 110802-1).

Несмотря на достаточно близкое сходство с видом *P. sciastra* (Ach.) Moberg, описываемый вид существенно отличается от него как по морфологии — отсутствием изидий, вогнутыми, сильно рассеченными, восходящими лопастями, с растопыренными в разные стороны, значительно более длинными ризинами, рыхлой структурой таллома, так и по экологии — обитает исключительно поверх мхов на скалах в лесных поясах гор. Арктовысокогорный вид *P. sciastra* также иногда встречается в лесных поясах гор, но обитает почти исключительно на голом каменистом субстрате, реже на тонкой прослойке почвы или отмирающих мхов и растительных остатков, имеет плотно сомкнутые, плоские или скорее несколько выпуклые, по краям густо изидиозные лопасти, прочно приросшие к субстрату до самых кончиков (от которого их практически невозможно отделить без повреждения таллома); ризины короткие, слабо или вовсе не выступают по краю лопастей. По внешнему облику и сходству в экологии новый вид скорее ближе к группе видов *P. hispidula* (Ach.) Essl., *P. primaria* (Poelt) Trass, *P. kairamoi* (Vain.) Moberg. Но первые два вида отличаются значительно более широкими и на концах округлыми лопастями (лишь иногда неглубоко разделенными на округлые же доли); *P. hispidula* к тому же имеет крупные, полуголовчатые сорали. У *P. kairamoi* лопасти более или менее глубоко рассеченные на сравнительно узкие доли, на концах вогнутые и с сильно торчащими в разные стороны ризинами, и всегда более или менее хорошо развиты соредиеподобные изидии (иногда прорастающие в узкие лобульки) и на поверхности лопастей (вблизи кончиков) и/или на изидиях имеются тонкие бесцветные (гиалиновые) волоски (щетинки).

Как показал изученный материал, *P. dissecta* распространен в горах Южной Сибири (рис. 3). Обычно совместно с ним в негустых светлохвойных лиственничных, смешанных лиственнично-кедровых или мелколиственных лесах на достаточно прогреваемых склонах произрастали виды, характерные для замшелых и, в разной степени, затененных каменистых субстратов. Чаще всего в таких местообитаниях отмечены виды фисциевых лишайников *Phaeophyscia hispidula*, *P. primaria*, иногда *P. sciastra*, *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt, *Physcia caesia* (Hoffm.) Fürnr., а также виды из других семейств: *Leptogium burnetiae* C. W. Dodge, *L. cyanescens* (Rabenh.) Körb., *L. lichenoides* (L.) Zahlbr., *Pannaria conoplea* (Ach.) Bory, *Xanthoparmelia stenophylla* (Ach.) Ahti & D. Hawksw., виды родов *Collema* Weber ex F. H. Wigg., *Fuscopannaria* P. M. Jørg., *Lepraria* Ach., *Xanthoria* (Fr.) Th. Fr. и др.

Местонахождение на хр. Хамар-Дабан в котловине Черного озера является достаточно уникальным. В свое время с северного берега озера был описан вид рода *Lobaria* (Schreb.) Hoffm. — *L. epovae* T. Makryi (Макрый, 1991). В этой же точке на огромных замшелых каменных глыбах рядом с *L. epovae* собран вид *P. dissecta.* Вместе с ними произрастали такие редкие виды, как *Coccocarpia erythroxyli* (Spreng.) Swinscow et Krog, *Flavopunctelia soredica* (Nyl.) Hale, *Fuscopannaria praetermissa* (Nyl.) P. M. Jørg., *Leptogium burnetiae*, *L. teretiusculum* (Wallr.) Arnold, *Normandina pulchella* (Borrer) Nyl., *Physcia phaea* (Tuck.) J. W. Thomson и др. (Урбанавичюс, Урбанавичене, 2004). Другая находка *P. dissecta* из котловины Черного озера приурочена к южной оконечности озера — в окружении стволов кедрового стланика на замшелых валунах, в сообществе с *Asahinea scholanderi* (Llano) W. L. Culb. & C. F. Culb., *Hypogymnia vittata* (Ach.) Parrique, *Liche-*

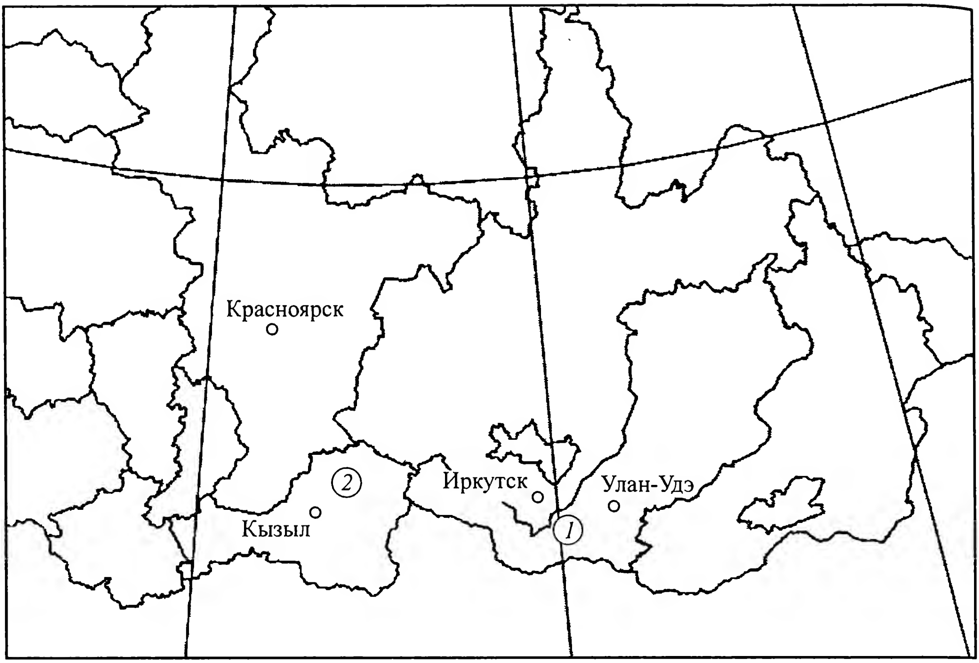


Рис. 3. Распространение нового вида *Phaeophyscia dissecta* в горах Южной Сибири.

1 — местонахождения в Байкальском заповеднике, *2* — местонахождения в Республике Тыва.

nomphalia hudsoniana (H. S. Jenn.) Redhead et al., *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt и др.

На южном макросклоне хр. Хамар-Дабан, также на территории Байкальского заповедника, на замшелых валунах каменистой россыпи под убуром в долине р. Темник, описанный нами вид произрастал вместе с *Physcia albinea* (Ach.) Nyl., *Ramalina pollinaria* (Westr.) Ach., *Spilonema revertens* Nyl., *Thermutis velutina* (Ach.) Flot., *Xanthoparmelia stenophylla.*

В Тоджинской котловине вместе с *Phaeophyscea dessecta* собраны *Parmelia sulcata* Taylor, *Phaeophyscia hispidula*, *P. sciastra*, *Physcia caesia*, *Spilonema revertens.*

Благодарности

Авторы благодарят администрацию Байкальского запаведника за поддержку исследований.

Работа первых двух авторов выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальный исследований (проект № 06-04-4946).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Макрый Т. В. Новый вид *Lobaria epovae* (*Lichenes*) из Прибайкалья // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 1126—1131.

Урбанавичюс Г. П., *Урбанавичене И. Н.* Об охраняемых видах рода *Coccocarpia* Pers. в Байкальском заповеднике // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии. Матер. Всерос. науч. конф. с международным участием. Улан-Удэ, 2004. Ч. 1. С. 193—195.

SUMMARY

The new lichen species *Phaeophyscia dissecta* G. Urban., I. Urban. et T. Otn. (*Physciaceae*, *Lecanorales*) on the basis of material from the Republic of Buryatiya (Southern Siberia, Russia) is described. It resembles *P. sciastra*, but differs in forming of more friable thallus, by the concave and usually ascending somewhat at the end lobes, having longer, more conspicuous rhizines visible from above at lobe edges, by absence of isidia. It is closer to the species *P. primaria*, which, however, has larger and broader lobes with weakly divided tips. Differs from *P. kairamoi* by absence of isidia and hyaline hairs. The new species is widely distributed in mountains of Southern Siberia — Republic Tyva and Republic Buryatia.

УДК 582.998 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 11

© **Н. Н. Цвелёв**

НОВЫЕ ТАКСОНЫ И НОВЫЕ КОМБИНАЦИИ ТАКСОНОВ СЛОЖНОЦВЕТНЫХ (*ASTERACEAE*) ИЗ ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ

N. N. TZVELEV. NEW TAXA NEW COMBINATIONS OF *ASTERACEAE* TAXA FROM THE CENTRAL ASIA

Ботанический институт им. В. А. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 16.04.2007

Приводятся описания новых таксонов и новые комбинации таксонов разных рангов из семейства сложноцветных (*Asteraceae*) трибы *Cichorieae* из Центральной Азии.

Ключевые слова: *Asteraceae*, *Cichorieae*, Центральная Азия, новые таксоны, новые комбинации таксонов.

В результате обработки гербарного материала для подготовки очередного выпуска сводки «Растения Центральной Азии» (отв. редактор В. И. Грубов), посвященного трибе *Cichorieae* семейства сложноцветных (*Asteraceae*), нами были выявлены виды и другие таксоны, которые, на наш взгляд, заслуживают описания в качестве новых для науки. Кроме того, предлагаются новые номенклатурные комбинации для таксонов различных рангов. Приводим также список представленных в Центральной Азии родов трибы по принимаемым нами подтрибам с указанием в скобках количества видов в них, за исключением родов *Hieracium* и *Pilosella*, обработанных для этой сводки А. Н. Сенниковым. Сенников любезно сообщил нам до публикации (она предполагается в журнале «Komarovia », vol. 5 за 2007 год) названия и диагнозы ряда установленных им в последнее время новых родов, некоторые виды которых описываются нами ниже.

В принятой нами системе подтриб первое место традиционно занимает подтриба *Cichoriinae*, единственный род которой сохранил такой примитивный признак, как паппус из чешуевидных структур. Высокоспециализированный род *Koelpinia* мы под сомнением относим к подтрибе *Hyoseridinae.* Далее идут подтрибы *Hypochaeridinae* и *Crepidinae* с преимущественно слабо суженными к верхушке семянками, желтым пигментом цветков и небольшим количеством млечного сока в стеблях и листьях. Богатые млечным соком и с преимущественно сильно суженными на верхушке семянками подтрибы *Lactucinae* и *Scorzonerinae* можно считать более продвинутыми в эволюционном отношении. К особой, очень высокоспециализированной подтрибе *Taraxacinae* мы предпочитаем относить *Taraxacum* — один из наиболее крупных родов сложноцветных, краткий обзор видов которого в Центральной Азии был опубликован нами ранее (Цвелёв, 1987).

Подсем. *Cichorioideae* (Juss.) Chevall.

Триба *Cichorieae* Lam. et DC.

Подтриба 1. *Cichoriinae Hoffm.*

1. *Cichorium* L. (3).

Подтриба 2. *Hyoseridinae* Less.

2. *Koelpinia* Pall. (1).

Подтриба 3. *Hypochaeridinae* Less.

3. *Trommsdorffia* Bernh. (2). — 4. *Picris* L. (3).

Подтриба 4. *Crepidinae* Dumort. (incl. *Hieraciinae* Dumort., *Syncalathinae* Lipsch., *Ixeridinae* Sennik.).

5. *Hieracium* L. — 6. *Pilosella* Hill. — 7. *Hololeion* Kitam. (1). — 8. *Dubyaea* DC. (2). — 9. *Pterotheca* Cass. (1). — 10. *Crepis* L. (15). — 11. *Tibetoseris* Sennik. (7). — 12. *Askellia* W. Weber (9). — 13. *Crepidifolium* Sennik. (6). — 14. *Sonchellus* Sennik. (3). — 15. *Ixeridium* (A. Gray) Tzvel. (5). — 16. *Paraixeris* Nakai. (4). — 17. *Soroseris* Stebb. (8). — 18. *Syncalathium* Lipsch. (6). — 19. *Heteracia* Fisch. et C. A. Mey. (1). — 20. *Garhadiolus* Jaub. et Spach (1).

Подтриба 5. *Lactucinae* Less. (incl. *Sonchinae* Bremer).

21. *Sonchus* L. (7). — 22. *Paramicrorhynchus* Kirp. (1). — 23. *Hexinia* Yang (1). — 24. *Chondrilla* L. (13). — 25. *Prenanthes* L. (2). — 26. *Scariola* F. W. Schmidt (1). — 27. *Mulgedium* Cass. (6). — 28. *Cephalorhynchus* Boiss. (3). — 29. *Cicerbita* Wallr. (3). — 30. *Chaetoseris* Shih (9). — 31. *Steptorhamphus* Bunge (1). — 32. *Lactuca* L. (5). — 33. *Stenoseris* Shih (1).

Подтриба 6. *Scorzonerinae* Dumort.

34. *Podospermum* DC. (1). — 35. *Scorzonera* L. (27). — 36. *Epilasia* (Bunge) Benth. et Hook. f. (2). — 37. *Tragopogon* L. (19).

Подтриба 7. Taraxacinae Tzvel. subtrib. nov. — Plantae perennes, lactiferae. Caules scapiformes, aphylli, cavi. Folia in rosula radicalia. Involucri phylla multiserialia. Achenia subcylindrica, multicostata, rostrata (vulgo rostro longo basi articulato), saepe squamulosa. — Многолетние растения с млечным соком. Стебли стрелкообразные, безлистные, полые. Листья в прикорневой розетке. Листочки обертки многорядные. Семянки почти цилиндрические, многореберные, с носиком (обычно длинным и у основания с сочленением), часто со скульптурой из чешуек. — Typus (тип): *Taraxacum* L.

38. *Taraxacum* L. (76).

Далее приводим описания новых таксонов и новые комбинации таксонов различных рангов.

Cichorium endivia L. var. roborovskyi Tzvel. var. nov. — A varietate proxima indica — var. *cosnia* DC. (1838, Prodr. 7, 1 : 84) pubescentia crispata rigida densiore et ramis valde incrassatis differt. — От близкой индийской разновидности — var. *cosnia* DC. — отличается более густым опушением из жестких курчавых волосков и сильно утолщенными ветвями. — Typus (тип): «Тянь-Шань, сел. Бугас, 530 м, цв. синие, 20 VIII 1985, N 285, В. И. Роборовский» (LE). — Разновидность названа в память ее коллектора, известного путешественника по Центральной Азии В. И. Роборовского.

По-видимому, является одним из локальных культиваров обычного эндивия.

Crepis lomonosovae Tzvel. sp. nov. — *C. chrysantha* subsp. *minor* (Ledeb.) Lomonosova, 1997, во Фл. Сиб. 13 : 302. p. max. p. (lectotypo excl.). — Planta perennis, rhizomatosa, caespites parvis formans. Folia radicalia numerosa, 6—12 cm lg., pallide viridia, subglabra; laminae oblanceolate-lineares, 3—6 mm lt., in petiolum longum angustum sensim abeuntes, integrae, remote dentatae vel pinnatilobatae utrinque lobis 2—4. Caules scapiformes, 7—12 cm alti, aphylli vel foliis 1—2, valde deminutis, bracteiformibus, prope apicem arachnoidei et pilis longis nigrescentibus tecti, in parte inferiora sparse crispate pilosi vel subglabri. Calathidia ca. 3 cm in diam.; involucra 10—12 mm lg., campanulata, pilis nigrescentibus longis dense tecta, paulo arachnoideo-tomentosa; phylla externa lanceolate-linearia, phyllis internis duplo vel sesqui breviora; phylla interna versus apicem valde angustata. Flores flavi, tubo glabro. Achenia immatura, pappo albo, 6—7 mm lg. — Многолетнее корневищное растение, формирующее небольшие дерновины. Прикорневые листья многочисленные, 6—12 см дл., бледно-зеленые, почти голые; пластинки их обратно ланцетно-линейные, 3—6 мм шир., постепенно переходящие в длинный и узкий черешок, цельные, отдаленно зубчатые или перистолопастные, с 2—4 лопастями с каждой стороны. Стебли стрелкообразные, 7—12 см выс., безлистные или с 1—2 сильно уменьшенными прицветникоподобными листьями, в нижней части рассеянно курчаво-волосистые или почти голые. Корзинки около 3 см в диам.; обертки 10—12 мм дл., колокольчатые, густо покрытые длинными черноватыми волосками и немного паутинисто-войлочные; наружные листочки ланцетно-линейные, в 2 или 1.5 раза короче внутренних; внутренние листочки сильно суженные к верхушке. Цветки желтые, с голой трубкой. Незрелые семянки с белым паппусом 6—7 мм дл.

Typus (тип): «Mongolia, prov. Bain-Chongor, distr. Bogdo-ul, jugum Iche-Bogdo, declivitas septentrionalis, faux Bitjuten-ama, in zona alpina, 12 VIII 1927, N 4344, M. Simukova» (LE). Paratypus (паратип): «Сев. Монголия, Убсанурский аймак, Турун сомон, хр. Хан-Хухэй, гора Цаган-Хаирхан, альпийский луг, 23 VII 1945, N 12452, А. Юнатов» (LE).

Affinitas. A speciebus proximis differt: a *C. tungusica* Egor. et Sipl. (jugum Bajcalicum) involucri pilis simplicibus (non glandulosis) et minus copiosis, a *C. burejensis* Fr. Schmidt — involucris majoribus et phyllis externis in pedunculum decurrentibus. — Отличается от наиболее близких видов: от *C. tungusica* — простыми, а не железистыми и менее обильными волосками на обертках; от *C. burejensis* — более крупными обертками и их наружными листочками, низбегающими на ножки корзинок.

Area geographica (ареал): Зап. Сибирь (Алтай), Вост. Сибирь (горы), Монголия (северо-запад и Гобийский Алтай).

Описание *C. chrysantha* subsp. *minor*, данное М. Н. Ломоносовой во «Флоре Сибири» (цит. соч.), полностью соответствует нашему виду, однако выбранный ею лектотип *Crepis chrysantha* var. *minor* Ledeb. (1845, Fl. Ross. 2 : 826) с горы Иремель на Южн. Урале, на наш взгляд, более сходен с типичными образцами *C. chrysanta*. Поэтому мы даем виду новое название в честь выдающегося сибирского ботаника М. Н. Ломоносовой, впервые обратившей внимание на этот таксон.

Crepis shihii Tzvel. nom. nov. — *C. integrifolia* Shih, 1995, Acta Phytotax. Sin. 33, 2 : 191, non Vest, 1820; Shih, 1997, in Fl. Reip. Pop. Sin. 50, 1 : 109, tab. 29, fig. 2; An, 1999, in Fl. Xinjiang. 5 : 458, tab. 117, fig. 1.

Экземпляров этого вида, описанного с Джунгарского Алатау («Xinjing: Alta Prefecture, Karamayin, 1370 m, 20 VIII 1987, N 159, K. Y. Lang, F. Konta»), мы не видели.

Tibetoseris Sennik. gen. nov. — *Youngia* Cass. sect. *Desiphylum* Babc. et Stebb. 1937, Carnegie Inst. Wash. Publ. 484 : 25, nom. inval. — Plantae perennes, subacaules.

Caules brevissimi, calathidiis 1—10 ferenis. Achenia compressa, costis 10—15, apice attenuata vel breviter rostrata. — Typus: *T. depressa* **(Hook. f. et Thoms.) Sennik. comb. nov.** (= *Youngia depressa* Hook. f. et Thoms., 1882, in Hook. f., Fl. Brit. Ind. 3 : 397). — Автор этого рода, А. Н. Сенников, приводит здесь лишь очень краткий диагноз описываемого им нового рода и новую комбинацию для его типового вида. Более полный диагноз рода и обоснование его выделения будут даны им позднее в журнале «Komarovia».

Tibetoseris angustifolia Tzvel. sp. nov. — Planta perennis, rhizomatosa. Folia in rosula radicalia, in numero 3—8, 1.5—8 cm lg., sensim in petiolum brevem anguste alatum abeuntia, pinnatilobata vel pinnatifida, in ambitu lineari-oblanceolata, sparse crispate pilosa, canescenti-viridia. Caulis brevissimus, a basi ramosus, calathidia (1) 2—5 ferens. Pedunculi tenues et sat longi, paulo arachnoideo-tomentosi. Involucra 9—10 mm lg, subglabra, atro-viridia; phylla externa lanceolata vel lanceolato-ovata, internis a 4—6-ies breviora; phylla interna partim apice breviter corniculata. Calathidia 2.5—3.3 cm in diam. Flores flavi, tubo glabro, involucro 1.5—3-ies longiores. Achenia immatura pappo ca. 6 mm lg. — Многолетнее корневищное растение. Листья в прикорневой розетке, в числе 3—8, 1.5—8 см дл., постепенно суженные в короткий узкокрылатый черешок, перистолопастные или перистораздельные, в очертании линейно-обратноланцетные, рассеянно курчаво-волосистые, серовато-зеленые. Стебель очень короткий, от основания ветвистый, несущий (1) 2—5 корзинок. Ножки корзинок тонкие и довольно длинные, немного паутинисто-войлочные. Обертки 9—10 мм дл., почти голые, темно-зеленые; наружные листочки обертки ланцетные или ланцетно-яйцевидные, в 4—6 раз короче внутренних; внутренние листочки отчасти на верхушке с небольшими рожками. Корзинки 2.5—3.3 см в диам. Цветки желтые, с голой трубкой, в 1.5—2 раза длиннее обертки. Семянки незрелые с паппусом около 6 мм дл.

Typus (тип): «Kam (Tibet), systema fl. Jan-tzy-tzsjan (Golubaja), in cursu superiore fl. J-czju, 13 000 ft., in fissuris rupium, flores flavi odorati, 29 VII 1900, N 432, V. F. Ladygin» (LE).

Affinitas (родство). A speciebus proximis — *T. cristata* (Shih et Cai) Sennik. et *T. gracilipes* (Hook. f.) Sennik. foliis multo angustioribus, lobo terminale longissimo et angusto differt. — От наиболее близких видов — *T. cristata* и *T. gracilipes* отличается значительно более узкими листьями с очень длинной и узкой конечной долей.

По-видимому, этот вид встречается в северо-восточных районах Тибета и в прилежащих районах Цинхая, тогда как наиболее близкий к нему вид *T. cristata* приурочен к юго-восточному Тибету (он описан из окрестностей г. Чаюй в бассейне р. Брахмапутры), а другой близкий вид — *T. gracilipes* — к южному Тибету. Кроме оригинальной формы листьев *T. angustifolia* отличается от *T. cristata* слабо войлочными ножками корзинок, а от *T. gracilipes* — присутствием рожков на некоторых из листочков обертки.

Tibetoseris ladyginii Tzvel. sp. nov. — Planta perennis, rhizomatosa, 2—5 cm alta. Folia in rosula radicalia, in numero 5—12, 1.5—4 cm lg., sensim in petiolum brevem anguste alatum abeuntia, pinnatilobata vel integra, in ambitu late oblanceolata, sparse crispate pilosa vel subglabra, canescenti-viridia. Caulis brevissimus, a basi ramosus, calathidiis 1—7 ferens. Pedunculi sat crassi et breves, paulo arachnoideo-tomentosi. Involucra 11—14 mm lg., glabra vel subglabra, phyllorum internorum apicibus excludo, atroviridia; phylla exteriora late lanceolata vel ovata, internis 2.5—3-ies breviora. Calathidia 2.5—3.5 cm in diam. Flores flavi, odore vanillosa, tubo glabro, involucro 1.5—2-ies longiores. Achenia immatura pappo 9—12 mm lg. — Многолетнее корневищное растение 2—5 см выс. Листья в прикорневой розетке в числе 5—12, 1.5—4 см дл., постепенно переходящие в короткий узкокрылатый черешок, перистолопастные или цельные, в очертании широко-обратноланцетные, рассеянно курчавоволосистые или почти голые, серовато-зеленые. Стебель очень короткий, от основания ветвистый, несущий 1—6 корзинок. Ножки корзинок довольно толстые и короткие, немного паутинисто-войлочные. Обертки 11—14 мм дл., голые или почти голые, исключая верхушки внутренних листочков обертки, темно-зеленые; наружные листочки обертки широколанцетные или яйцевидные, в 2.5—3 раза короче внутренних. Корзинки 2.5—3.5 см в диам. Цветки желтые, с ванильным запахом, с голой трубкой, в 1.5—2 раза длиннее обертки. Незрелые семянки с паппусом 9—12 мм дл.

Typus (тип): «Kam (Tibet), systema Fl. Jan-Czy-Czjan (Golubaja), locus Nru-czju ad fl. Golubaja, 11700 ft., fl. flavi odore vanillosa, 25 VII 1900, N 380, V. F. Ladygin» (LE).

Paratypi (паратипы): «Тибет, песчаный берег оз. Джарин-гол, 21 VIII 1884, N 349, Н. М. Пржевальский»; «сев. склон Южно-Кукунорского хребта, 4000—4300 м, 27 VIII 1984, В. И. Роборовский»; «бассейн р. Ян-Цзы-Цзян, истоки р. И-чю, оз. Рхомбо-Мцо, 4300 м, 1 VIII 1900, В. Ф. Ладыгин; «хр. Бурхан-Будда, сев. склон, ущелье Хату, 4500 м, 17 VII 1901, он же; «вост. оконечность Нань-Шаня, перевал по дороге из Кулона в Лань-Чжоу, 3950 м, 12 VIII 1958, М. П. Петров» (LE).

Affinitas (родство). A speciebus proximis differt: a *T. simulatrix* (Babc.) Sennik. — pedunculis pilosis et calathidiis minoribus, a *T. parva* (Babc. et Stebb.) Sennik. — involucri phyllis intus glabris et pedunculis paulo arachnoideo-tomentosis. — От наиболее близких видов отличается: от *T. simulatrix* — волосистыми ножками корзинок и более мелкими корзинками; от *T. parva* — голыми с внутренней стороны листочками обертки и немного паутинисто-войлочными ножками корзинок.

Вид назван в память его коллектора, известного путешественника по Центральной Азии — В. Ф. Ладыгина.

В отличие от близких видов этот вид приурочен к Сев.-Вост. Тибету и Цинхаю.

Tibetoseris tianschanica (Shih) Tzvel. comb. nov. — *Crepis tianschanica* Shih, 1995, Acta Phtotax. Sin. 33 : 190; Shih, 1997, in Fl. Sin. 80.1 : 124, tab. 29, fig. 4; An, 1999, in Fl. Xinjiang. 5 : 463. — Этот вид распространен в горах Вост. Тянь-Шаня, и его ареал значительно удален от основного ареала рода. Его автор относил этот вид к роду *Crepis* L., но он явно принадлежит к роду *Tiberoseris.*

Askellia W. Weber, 1984, Phytologia, 55.1 : 6. — *Crepis* sect. *Ixeridopsis* Babc. 1947, Univ. Calif. Publ. Bot. 22 : 212. — Следуя А. Н. Сенникову (устное сообщение), мы принимаем этот род для Центральной Азии.

Askellia ladyginii Tzvel. sp. nov. — Planta perennis, minuta, 2—5 cm alta, rhizomatosa, glabra, caespites parvos formans. Caules brevissimi, tenues, foliis 1—2 ferentes. Folia praesertim radicalia vel subradicalia, 1—4 cm lg., longe petiolata, in ambitu anguste lanceolata, pinnatifida vel pinnatilobata, rarius partim integri. Calathidia in numero (1)2—10 in caulibus. Involucra 7—8 mm lg., anguste campanulata, atroviridia; phylla externa in numero 3—6, interioribus 4—6-ies breviora. Flores flavi. Achenia immatura apice angustata, pappo 6—7 mm lg. — Очень мелкое голое многолетнее корневищное растение 2—5 см выс., формирующее небольшие дерновинки. Стебли очень короткие, тонкие, с 1—2 листьями. Листья преимущественно прикорневые или почти прикорневые, 1—4 см дл., длинночерешковые, в очертании узколанцетные, перисторассеченные или перистолопастные, реже отчасти цельные. Корзинки в числе (1)2—10 на стеблях. Обертки 7—8 мм дл., узкоколокольчатые, темно-зеленые; наружные листочки обертки в числе 3—6, в 4—6 раз короче внутренних. Цветки желтые. Незрелые семянки на верхушке суженные, с паппусом 6—7 мм дл.

Typus (тип): «Tibet, jugum Burchan-Budda, declivitas septentrionalis, faux Chatu, 12—14 500 ft., falveus lapidosus siccus rivuli Chatu-gol, 12 VII 1901, N 248, V. F. Ladygin» (LE).

Paratypi (паратипы): «Тибет, левый берег р. Ды-Чю, 4300—5000 м, 2 VI 1884, Н. М. Пржевальский»; «долина р. Хуанхэ, 26 VII—7 VIII 1884, он же»; «хр. Пржевальского, сев. склон, 4700 м, на песке, 20 VIII 1890, В. И. Роборовский»; «Нань-Шань, р. Шарагольджин, уроч. Кай-Чунг, на песке у реки, 4000 м, 12 VI 1894, N 327, В. И. Роборовский»; «оз. Куку-нор, песчаный берег, 4000 м, 20 VIII 1908, N 689, С. С. Четыркин» (LE).

Affinitas (родство). A speciebus proximis — *A. lactea* (Lipsch.) W. Weber et *A. minuta* (Kitag.) Tzvel. Foliis multo angustioribus, pinnatifidis vel pinnatilobatis, rarius partim integris differt. — От наиболее близких видов *A. lactea* и *A. minuta* отличается более узкими, перистораздельными или перистолопастными, реже отчасти цельными листьями.

Вид назван в память одного из его коллекторов В. Ф. Ладыгина, выдающегося исследователя Центральной Азии.

Askellia melanthera (An) Tzvel. comb. nov. — *Crepis melanthera* An, 1999, in Fl. Xinjiang. 5 : 481, 463.

Экземпляров этого вида, описанного из окр. г. Урумчи (тип.: «Urumgi Shi, Zhag Yan-fu 82-0844, alt. 800 m, 2 VIII 1982» XJMI), мы не видели.

Crepidifolium Sennik. gen. nov. — *Geblera* Kitag. 1937, Journ. Jap. Bot. 13 : 433, non Fisch. et C. A. Mey., 1835; Andrz. ex Bess. 1934, Flora (Regensb.) 17, Beibl. 1 : 18, nom. illeg. — *Youngia* sect. *Crepidopsis* Babc. et Stebb. 1937, Carnegie Inst. Wash. Publ. 484 : 25. nom. inval. — Plantae perennes, caulibus vulgo divaricatis, caudice ligneo. Folia rosularia pinnata, runcinata vel lineari spathulata, glabra vel subglabra. Calathidia 5—15—flora. Involucrum biseriale. Achenia cylindrica, costis 10. Pappus facile deciduus. — Typus: **C. tenuifolium (Willd.) Sennik. comb. nov.** (= *Crepis tenuifolia* Willd. 1803, Sp. Pl., ed. 3 : 1606. — А. Н. Сенников приводит здесь лишь очень краткий диагноз описываемого им нового рода и новую комбинацию для его типового вида. Более полный диагноз и обоснование для его выделения будут даны им позднее в журнале «Komarovia».

Crepidifolium altaicum (Babc. et Stebb.) Tzvel. comb. nov. — *Youngia tenuifolia* subsp. *altaica* Babc. et Stebb. 1937, l. c.: 50. — *Y. altaica* (Babc. et Stebb.) Czer. 1964, l. c.: 384.

Crepidifolium diversifolium (Ledeb. ex Spreng.) Tzvel. comb. nov. — Prenanthes diversifolia Ledeb. ex Spreng. 1826, Syst. Veg. 3 : 657. — *Youngia diversifolia* (Ledeb. ex Spreng.) Ledeb. 1846, Fl. Ross. 2, 2 : 837; Чер. 1964. цит. соч.: 380.

Crepidifolium tenuicaule (Babc. et Stebb.) Tzvel. comb. nov. — *Youngia tenuifolia* subsp. *tenuicaulis* Babc. et Stebb. 1937, l. c.: 52. — *Y. tenuicaulis* (Babc. et Stebb.) Czer. 1964, l. c.: 385. — *Crepidiastrum tenuicaule* (Babc. et Stebb.) Sennik. 1977, Бот. журн. 82, 5 : 115.

Sonchella Sennik. gen. nov. — *Youngia* sect. *Stenophytum* Babc. et Stebb. 1937, l. c.: 25, nom. invalid. — Plantae perennes, rhizomatosae. Folia vulgo aculeate dentata. Inflorescentia saepe elongata et angusta. — Typus: **S. stenoma (Turcz. ex DC.) Sennik. comb. nov.** (= *Crepis stenoma* Turcz. ex DC. 1838, Prodr. 7.1 : 164). — А. Н. Сенников приводит здесь очень краткий диагноз описываемого им рода и новую комбинацию для типового вида. Его полный диагноз будет опубликован А. Н. Сенниковым позднее в журнале «Komarovia».

Sonchella pratensis (Shih) Tzvel. comb. nov. — *Crepis pratensis* Shih, 1995, Acta Phytotax. Sin. 33.2 : 187, tab. 4, fig. 1.

Мы считаем, что этот центральноазиатский вид отличается от близкого алтайского вида *S. dentatus* (Ledeb .) Sennik. голыми или почти голыми светло-зелеными обертками и обычно более многочисленными корзинками в общем соцветии.

Soroseris Stebb. sect. Ochranthae Tzvel. sect. nov. — Flores flavi; ligulae corollarum tubo longiores. Foliorum laminae lanceolatae vel oblanceolatae, rarius lanceolate-lineares. — Цветки желтые; язычки венчиков длиннее трубки. Листовые пластинки ланцетные или обратноланцетные, реже ланцетно-линейные. — Typus (тип): *S. gillii* (S. Moore) Stebb.

К этой секции принадлежат, кроме ее типа, виды *S. erysimoides* (Hand.-Mazz.) Stebb., *S. hookeriana* Stebb., ***S. occidentalis* (Stebb.) Tzvel. comb. et stat. nov.** (= *S. gillii* subsp. *occidentalis* Stebb. 1940, Mem. Torr. Bot. Club, 19.3 : 44) и *S. teres* Shih.

Виды *S. deasey* (S. Moore) Stebb., *S. glomerata* (Decne.) Stebb. и *S. pumila* Stebb. относятся к типовой секции рода.

Syncalathium Lipsch. sect. Chrysocephala Tzvel. sect. nov. — Calathia floribus 5 flavis et phyllis internis 5. — Корзинки с 5 желтыми цветками и с 5 внутренними листочками обертки. — Typus(тип): *S. chrysocephala* (Shih) Liu.

Кроме типа к этой секции, по-видимому, принадлежит вид *S. qinghaiense* (Shih) Shih из Цинхая, образцов которого мы не видели. К типовой секции принадлежат виды *S. pilosum* (Ling) Shih , *S. porphyreum* (Marq. et Shaw) Ling, *S. roseum* Ling и *S. sukaczevii* Lipsch. (тип рода).

Mulgedium roborovskii Tzvel. sp. nov. — Planta perennis, 50—100 cm alta, rhizomatosa. Caulis erectus, in parte superiore ramosus, paulo arachnoideo-tomentosus, sat dense foliosus. Folia 8—16 cm lg., marginibus breviter aculeate-setosa, infima pinnatifida vel pinatilobata, media et superiora integra, late lanceolata. Inflorescentia generalis paniculata, calathidiis sat multis. Involucra 10—12 mm lg., phyllis imbricatis, externis longioribus internis triplo-quadruplo brevioribus. Flores albi. Achenia ignota. — Многолетнее корневищное растение 50—100 см выс. Стебель прямостоячий, в верхней части ветвистый, немного паутинисто-войлочный, довольно густо облиственный. Листья 8—16 см дл., по краям коротко-колючещетинистые, нижние перистораздельные или перистолопастные, средние и верхние цельные, широколанцетные. Общее соцветие метельчатое, с довольно многочисленными корзинками. Обертки 10—12 мм дл.; листочки их черепитчатые, наиболее длинные наружные в 3—64 раза короче внутренних. Цветки белые. Семянки неизвестны.

Typus (тип): «Kuen-Lun, in cursu superiore fl. Czerczenicis, locus Jan-da-schi, ca. 10 000 ft., ad ripas fossae irrigatoriae et in arvis, flores albi, 7 VIII 1890, V. I. Roborovski» (LE).

Affinitas (родство). A specie proxima — *M. tataricum* (L.) DC. caulibus polyphyllis, foliis praesertim integris et floribus albis differt. — От наиболее близкого вида *M. tataricum* отличается многолистными стеблями, преимущественно цельными листьями и белыми цветками. Вид назван в память его коллектора, известного путешественника по Центральной Азии В. И. Роборовского.

Этот вид мог бы быть принят за альбинос *M. tataricum*, однако он хорошо отличается от него внешним обликом и имеет обособленный ареал.

Mulgedium sect. Changia Tzvel. sect. nov. — Radix crassa, carnosa. Calathidia vulgo pauca. Rostrum achenii parte dilatata duplo vel minus quam duplo brevius. — Корень толстый, мясистый. Корзинки обычно немногочисленны. Носик семянки в 2 или менее чем в 2 раза короче расширенной части семянки. — Typus (тип): *M. monocephalum* (Chang) Shih.

Кроме типа к секции принадлежат еще виды *M. alatoicum* An с Восточного Тянь-Шаня и *M. qinghaicum* Liu et Ho из Цинхая.

Cicerbita glabra (Sennik.) Tzvel. comb. nov. — *C. azurea* (Ledeb.) Beauverd var. *glabra* Sennik, 1997, Бот. журн. 82.5 : 112.

Кроме голого соцветия, этот описанный с Восточного Тянь-Шаня вид отличается от *C. azurea* строением паппуса семянок, имеющих хорошо развитый наружный хохолок из очень коротких щетинок.

Chaetoseris Shih sect. Roborovskia Tzvel. sect. nov. — Calathidia numerosa, parva; involucra 7—11 mm lg.; phylla inferiora pauca. — Корзинки многочисленные, мелкие; обертки 7—11 мм дл.; наружные листочки немногочисленные. — Typus (тип): *C. roborowskii* Maxim.

Из типовой секции в Центральной Азии (юг Тибета) встречается только вид *C. macrocephala* Shih, у которого обертки немногочисленных корзинок 19—21 мм дл. Остальные виды принадлежат к описываемой выше секции с многочисленными мелкими корзинками.

Chaetoseris prattii (Dunn) Tzvel. comb. nov. — *Lactuca prattii* Dunn, 1903, Journ. Linn. Soc. Bot. (London) 35 : 513. — *Chaetoseris roborowskii* (Maxim.) Shih, 1991, Acta Phytotax. Sin 29 : 398, p.p.; Shih, 1997, in Fl. Reip. Pop. Sin. 80, 1 : 280, p.p.

Этот вид часто принимался за синоним *C. roborowskii*, но, на наш взгляд, хорошо отличается от него формой стеблевых листьев. У *C. prattii* они с линейной или узколанцетной конечной долей и широколинейными, обычно цельнокрайными и сильно отклоненными книзу боковыми долями. При первоописании *C. roborowskii* цитируются 3 образца, принадлежащие к 3 разным, хотя и близким видам: *C. roborowskii* s. str., *C. albiflora* и *C. prattii*. Лектотип этого вида («China occidentalis, prov. Tangut, jugum S. a fl. Tetung, 2500 m, in sylvis, 25 VIII—16 VIII 1880, N. M. Przevalski» — LE) был избран В. И. Грубовым в 1958 г.

Chaetoseris albiflora Tzvel. sp. nov. — *Lactuca roborowskii* Maxim. 1883, Bull. Acad. Sci. Petersb. 29 : 177, p.p. — Planta perennis. Caules solitarii, erecti, 40—80 cm alti, glabri, solum in inflorescentia glanduloso-setosi. Folia caulina inferiora et media glauco-viridia, glabra, pinnatifida, lobo terminali lineari vel anguste lanceolato, lobis lateralibus 3—8-jugis, linearibus vel lanceolatis, integerrimis, acutis, vulgo deorsum valde declinatis; folia suprema vulgo integra, linearia. Inflorescentia generalis racemoso-paniculata. Involucra 8—9 mm lg., obscure viridia, plus minusve glanduloso-setosa, rarius glabra, phyllis externis 5—7 internis duplo-triplo brevioribus. Flores albi. Achenia compressa, elliptica, 3.5—4 mm lg., costis lateralibus valde incrassais; rostrum ca. 0.7—1.2 mm lg. Pappus 5.5—6.5 mm lg.; setae exteriores numerosae, brevissimae (ca.

0.2 mm lg.). — Многолетник. Стебли одиночные, прямостоячие, 40—80 см выс., голые, только в соцветии железисто-щетинистые. Нижние и средние стеблевые листья серовато-зеленые, голые, перистораздельные, с линейной или узколанцетной конечной долей, с 3—8 парами боковых долей, линейных или ланцетных, цельнокрайных, острых, обычно сильно отклоненных к верхушке; самые верхние листья обычно цельные, линейные. Общее соцветие кистевидно-метельчатое. Обертки 8—9 мм дл., темно-зеленые, более или менее железисто-щетинистые, редко голые, с 5—7 наружными листочками, которые вдвое-втрое короче внутренних. Цветки белые. Семянки сплюснутые, эллиптические, 3.5—4 мм дл., с сильно утолщенными боковыми ребрами; носик около 0.7—1.2 мм дл. Паппус 5.5—6.5 мм дл.; его наружные щетинки многочисленные, очень короткие (около 0.2 мм дл.).

Typus (тип): «Kam (Tibet), systema fl. Jan-Tzsy-Tzjan in viciniis pag. Kabczgi-Kamba ad fl. Chi-czjy, 12100 fl., 21 VII 1900, N 349, V. F. Ladygin» (LE, cum isotypo).

Paratypus (паратип): «Пров. Кансу, хребет к югу от р. Тетунг, средний лесной пояс, 2700 м, во влажных лесах, цветки белые, 23 VII—4 VIII 1880, N 671, Н. М. Пржевальский» (LE).

Affinitas (родство). A specie proxima — *C. prattii* Dunn floribus albis et foliorum lobis deorsum valde declinatis differt. — От наиболее близкого вида — *C. prattii* Dunn отличается белыми цветками и сильно отклоненными книзу долями листьев.

Chaetoseris potaninii Tzvel. sp. nov. — Planta perennis. Caules solitarii. erecti, 80—150 cm. alti. Folia radicalia cito emortua, caulina sat numerosa, sessilia, basi sagittata, pinnatifida, axi late alata in lobum terminalem lineari lanceolatum longum transeunte; lobi laterales 1—3-jugi, difformes, sed sat lati, saepe 1—2-dentati, interdum hamati. Pedunculi sat dense glanduloso-setosi. Involucra 8—10 mm lg., viridia, phyllis externis internis duplo-triplo brevioribus. Flores rosei. Achenia ca. 4 mm lg., compressa; rostrum ca. 1 mm lg. Pappi externi setae valde reducti, in modum limbo denticulato cingit. — Многолетник. Стебли одиночные, прямостоячие, 80—150 см выс. Прикорневые листья быстро отмирающие, стеблевые довольно многочисленные, сидячие, у основания стреловидные, перистораздельные, с широко крылатой осью, переходящей в длинную линейно-ланцетную конечную долю; боковые доли в числе 1—3 пар, различной формы, но довольно широкие, часто с 1—2 зубцами, иногда крючковидные. Ножки корзинок довольно густо железисто-щетинистые. Обертки 8—10 мм дл., зеленые, с наружными листочками вдвое-втрое короче внутренних. Цветки розовые. Семянки около 4 мм дл., сплюснутые; носик около 1 мм дл. Щетинки наружного хохолка сильно редуцированные, в виде мелкозубчатой каймы.

Typus (тип): «Kam, vallis fl. Fu-bjan-cho inter pag. La-ma-sy et opp. Fubin, 3 VIII 1893, leg. Kashkarov» (LE, cum isotypis 2).

Affinitas (родство). A speciebus proximis — *C. prattii* Dunn et *C. roborowskii* (Maxim.) Shih reductione pappi setis externis et habito differt. — От наиболее близких видов — *C. prattii* и *C. roborowdkii* — отличается редукцией наружных щетинок паппуса и общим обликом.

Вид назван в память выдающегося исследователя Центральной Азии — Г. И. Потанина.

Тип и 2 изотипа этого вида являются частями одной и той же особи, которая похожа на очень крупную особь *C. prattii*, но имеет щетинки наружного хохолка семянок, редуцированные до очень узкой зубчатой каймы. По-видимому, эндемик Камского нагорья в Китае.

Chaetoseris sect. Cyanoglossa (Liu et Ho) Tzvel. comb. nov. — *Youngia* sect. *Cyanoglossa* Liu et Ho, 2001, Acta Phytotax. Sin. 39, 6 : 553.

Принадлежащие к этой секции виды характеризуются укороченным стеблем с немногими уменьшенными стеблевыми листьями при довольно мелких корзинках. Тип секции — **Chaetoseris cyanea (Liu et Ho) Tzvel. comb. nov.** — (= *Youngia cyanea* Liu et Ho, 2001, l. c. : 554). К этой секции принадлежат также 3 следующих вида.

Chaetoseris ladyginii Tzvel. sp. nov. — Planta perennis. Caules solitarii, erecti, 20—50 cm alti, glabri, in dimidio superiore ramosi. Folia sat pauca, infima pinnatifida, lobis lateralibus late lanceolatis vel deltoideis, ceteris in numero 3—6 integris, sessilibus, anguste lanceolatis vel linearibus. Pedunculi glanduloso-setosi. Involucra 8—9 mm lg., viridia, vulgo subglabra, phyllis externis 5—7 internis duplo-triplo brevioribus. Flores rosei. Achenia immatura compressa, elliptica. Pappus externus desunt, setae pappi interni valde fragiles. — Многолетник. Стебли одиночные, прямостоячие, 20—50 см выс., голые, в верхней половине ветвистые. Листья довольно малочисленные, самые нижние перистораздельные, с широколанцетными или дельтовидными боковыми долями, остальные в числе 3—6, цельные, сидячие, узколанцетные или линейные. Ножки корзинок железисто-щетинистые. Обертки 8—9 мм дл., зеленые, обычно почти голые, с 5—7 наружными листочками в 2—3 раза короче внутренних. Цветки розовые. Незрелые семянки сплюснутые, эллиптические. Наружный хохолок отсутствует, щетинки внутреннего хохолка очень ломкие.

Typus (тип): «Kam (Tibet), systema fl. Jan-Tzsy-Tzsjan, locus Nru-Czju, ripa dextra fl. Caerulea, 11700 ft., 25 VII 1900, N 377, V. F. Ladygin» (LE).

Affinitas (родство). A speciebus aliis e sect. *Cyanoglossa* reductione setis pappi externi differt. — От других видов секции *Cyanoglossa* отличается редукцией щетинок наружного хохолка.

Вид назван в память его коллектора, выдающегося исследователя Центральной Азии В. Ф. Ладыгина.

Chaetoseris zhenduoi (Liu et Ho) Tzvel. comb. nov. — *Youngia zhenduoi* Liu et Ho, 2001, Acta Phytotax. Sin. 39.6 : 554.

Вид описан из Цинхая («Yushu»).

Chaetoseris neglecta Tzvel. sp. nov. — Planta perennis. Caules solitarii vel pauci, erecti, 40—70 cm alti, prope basin cum foliis radicalibus runcinato dissectis, lobo terminali sat magno. Folia caulina inferiora runcinato dissecta, cetera integra, lineari-lanceolata, integerrima, auriculata. Inflorescentia communis divaricate-paniculata, pedunculis arcuate curvatis, vulgo glanduloso-setosis. Involucra 9—10 mm lg., viridia, glabra, phyllis externis internis duplo-triplo brevioribus. Flores lilacini. Achenia 3.5—4 mm lg., obscure rubro-brunnea, costis lateralibus incrassatis; rostrum 0.7—1 mm lg. Pappus externus bene evolutus, pilis numerosis ca. 0.2 mm lg. constans. — Многолетник. Стебли одиночные или в числе нескольких, прямостоячие, 40—70 см выс., близ основания со струговидно перистораздельными прикорневыми листьями с более крупной конечной долей. Нижние стеблевые листья струговидно перистораздельные, остальные цельные, линейно-ланцетные, цельнокрайные, с ушками. Общее соцветие растопыренно-метельчатое, с дуговидно согнутыми и обычно железисто-щетинистыми ножками корзинок. Обертки 9—10 мм дл., зеленые, голые, с наружными листочками в 2—3 раза короче внутренних. Цветки лиловые. Семянки 3.5—4 мм дл., темно-красно-бурые, с утолщенными боковыми ребрами; носик 0.7—

1 мм дл. Наружный хохолок хорошо развит, из многочисленных щетинок около 0.2 мм дл.

Typus (тип): «Kam (Tibet), systema fl. Mekong, fl. Tza-Czu, prope coenobiorum Dorczzhilin et Kczardin-Gamba, 11—11400 ft., 6 IX 1900, N 531, V. F. Ladygin» (LE).

Affinitas (родство). A speciebus aliis e sect. *Cyanoglossa* foliis inferioribus numerosis et inflorescentia commune divaricate ramosa differt. — От других видов секции *Cyanoglossa* отличается многочисленными нижними листьями и растопыренно-разветвленным общим соцветием.

Род *Chaetoseris* Shih очень близок к ранее описанному тем же автором роду *Pterocypsela* Shih, возможно, заслуживая объединения с ним. При отсутствии зрелых семянок оба этих рода, представленные в Китае многими видами, практически не различимы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Цвелёв Н. Н. Род *Taraxacum* Wigg. (*Asteraceae*) в Центральной Азии // Новости систематики высших растений. Л., 1987. Т. 24. С. 203—222.

SUMMARY

New taxa of the family *Asteraceae* (trib. *Cichorieae*) are described from the central Asia. New combinations of taxa are also proposed. Three new generic names (*Crepidifolium*, *Sonchella*, *Tibetoseris*) and their type species names are validated here by A. N. Sennikov.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.293.293.382(571.645)

© Н. С. Голубкова,[1] С. И. Чабаненко[2]

USNEA MUTABILIS (*PARMELIACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ ЛИШАЙНИКОВ РОССИИ

N. S. GOLUBKOVA, S. I. CHABANENKO. *USNEA MUTABILIS* (*PARMELIACEAE*), A NEW SPECIES FOR THE LICHEN FLORA OF RUSSIA

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: lichenbin@yandex.ru
[2] Сахалинский ботанический сад ДВО РАН
693023 Южно-Сахалинск, ул. Горького, 25
E-mail: sbg@sakhalin.ru
Поступила 13.02.2007

Приводится новый вид — *Usnea mutabilis* — для флоры лишайников России, собранный на Курильских островах в Курильском заповеднике.

Ключевые слова: лишайник, флора, новый вид, *Usnea mutabilis*, *Parmeliaceae*, Курильские острова, заповедник.

Несмотря на интенсивные исследования состава флоры лишайников Дальнего Востока лихенофлора этого региона остается все еще недостаточно изученной (Чабаненко, 2002; Скирина, Моисеевская, 2004). При изучении коллекций кустистых лишайников рода *Usnea*, собранных в 1992 г. сотрудниками Сахалинского ботанического сада ДВО РАН С. И. Чабаненко и А. А. Тараном на Курильских островах, в Курильском заповеднике был выявлен образец, определенный нами как *Usnea mutabilis* Stirt. — новый вид для флоры России. Приводим его описание.

Usnea mutabilis Stirt., 1881, Scottish Natur., 6 : 107.

Typus in Museo Botanico, London. Locus classicus: America borealis, Alabama, Hawley.

Таллом кустистый, в виде вертикально растущего или повисающего на стволе дерева сильно разветвленного кустика, 9—18 см дл. и 9 см шир., серовато-зеленый или желтовато-зеленоватый, исследованный нами образец неоднородно окрашенный, частично желтовато-зеленоватый, в центральной части серовато-зеленый, со временем в гербарии темнеющий до оливково- или коричневато-зеленоватого, иногда грязноохристого, густо анизотомически-дихотомически разветвленный от самого основания. Основание таллома незачерненное, одноцветное с остальной частью таллома. Ветви 0.5—1.3 мм в диам., почти цилиндрические, не вздутые, с многочисленными фибриллами и боковыми веточками, матовые, на поверхности с полусферическими сосочками, без макул и псевдоцифелл. Соралии обычно многочисленные, с изидиозными выростами, образуются на боковых веточках и в верхней части таллома. Коровой слой таллома тонкий, составляет 12 % радиуса ветви, образован плектенхимой ceratina-типа, гифы пахидермоидные, красный пигмент в коре отсутствует. Сердцевина хорошо развита, по толщине занимает 22—31 % радиуса ветвей, с довольно рыхло или плотно переплетенными гифами, местами белая или розоватая, обычно с красным пигментом в нижней своей части у тяжа или по всей толщине. Тяж в центре ветвей плотный, занимает 26—36 % диаметра ветвей, белый, бледно-розоватый или красный при большом содержании красного пигмента в сердцевине, при действии йодом не изменяется в окраске.

Апотеции не известны. Из химических веществ таллом содержит усниновую кислоту и комплекс муроловой кислоты, эумитрин A_2, иногда атранорин (Ohmura, 2001).

Вид широко распространен в умеренных районах Японии, Европы и Северной Америки (Clerc, 1994; Ohmura, 2001). Обитает на коре деревьев, таких как *Larix*, *Quercus*, *Cryptomeria*.

Местонахождение в России: Сахалинская обл., о-в Кунашир, Курильский заповедник, вблизи устья рек Мостовая и Рогачевка, в 50—100 м от Тихоокеанского побережья. На коре дерева. 5 IX 1992, А. А. Таран и С. И. Чабаненко. Образец хранится в лихенологическом гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Вид относится к небольшой группе видов рода *Usnea*, в талломе которых встречается красный пигмент. Ранее один из видов этой группы (*Usnea rubicunda* Stirton) был найден в островной части Приморского края, в Лазовском заповеднике в реликтовой самшитовой роще на о-ве Петрова (Голубкова, 1994) и в Хостинской тисо-самшитовой роще Кавказского заповедника (Урбанавичюс, Урбанавичене, 2002).

Благодарности

Работа проводилась при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-07056-д).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. Океанические виды рода *Usnea* (*Usneaceae*) в лихенофлоре Дальнего Востока // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 3. С. 64—69.

Скирина И. Ф., Моисеевская Е. Б. Лишайники Приморского края. Аннотированный библиографический указатель литературы (1912—2004 гг.). Владивосток, 2004. 132 с.

Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. Предварительные сведения о лишайниках Хостинской тисо-самшитовой рощи (Кавказский заповедник) // Новости систематики низших растений. 2002. Т. 36. С. 181—185.

Чабаненко С. И. Конспект флоры лишайников юга Российского Дальнего Востока. Владивосток, 2002. 232 с.

Clerc P. Comment *Usnea mutabilis* Stirton, une espéce nord-américaine, se eache en Europe soul le non d'*Usnea marocana* Motyka. Une contribution á la systématique du genere *Usnea* (ascomycétes lichénisés) // Bull. Soc. Linn. Provence. 1994. Vol. 45. P. 309—316.

Ohmura Y. Taxonomic study of *Usnea* in Japan and Taiwan // J. Hattori Bot. Lab. 2001. N 90. P. 1—98.

SUMMARY

Usnea mutabilisis indicated for the first time for the Russian lichen flora.

УДК 582.34 : 581.9(47 + 57)

Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 11

© О. М. Афонина,[1] В. Я. Черданцева[2]

STEREODON CALCICOLA (*PYLASIACEAE*, *MUSCI*) — НОВЫЙ ВИД ВО ФЛОРЕ МХОВ РОССИИ

O. M. AFONINA, V. JA. CHERDANTSEVA. *STEREODON CALCICOLA* (*PYLASIACEAE, MUSCI*), A NEW SPECIES FOR THE MOSS FLORA OF RUSSIA

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: stereodon@yandex.ru
[2] Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159
E-mail: cryptogamy@ibss.dvo.ru
Поступила 16.04.2007

В ходе ревизии гербарных материалов выявлен новый вид для флоры мхов России. Даются новая комбинация для названия этого вида — *Stereodon calcicola* (Ando) Afonina et Cherdantseva, его описание, рисунок, обсуждаются распространение и экология.

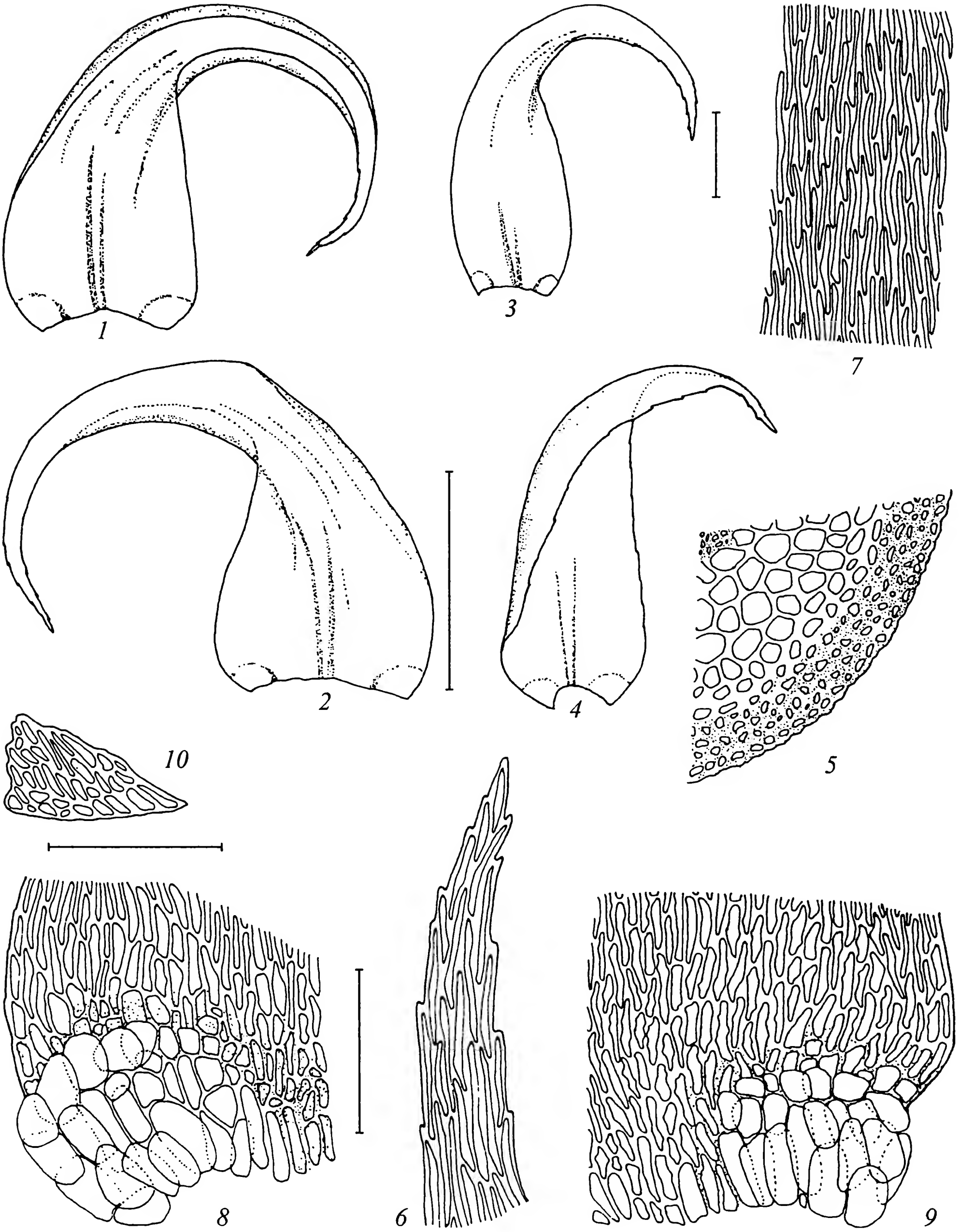
Ключевые слова: *Stereodon calcicola*, мхи, распространение, Россия, Приморский край.

Ранее при ревизии гербарных материалов по роду *Stereodon* было установлено ошибочное указание *S. fertilis* (Sendtn.) Lindb. (*Hypnum fertile* Sendtn.) для азиатской части России (Афонина и др., 2006). Все указания вида для этой территории были отнесены к *S. fauriei* (Card.) Ignatov et Ignatova. Но один образец из гербария Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA), собранный А. С. Лазаренко в Южно-Уссурийском крае (Приморском крае) в 1930 г., определенный им как *Hypnum fertile* Sendtn. (*Stereodon fertilis*) и цитировавшийся в основных сводках по мхам Дальнего Востока (Лазаренко, 1945; Бардунов, Черданцева, 1982), не укладывался в рамки признаков *S. fauriei*. Растения в этом образце отличаются более крупными размерами и экологией, образец был собран на выходах известняков, в то время как *S. fauriei* растет на пнях, гнилой древесине и на опаде. Дальнейшее изучение материала позволило установить его принадлежность к *Hypnum calcicola* — виду, описанному из Японии H. Ando (1958) и не известному на территории России. Ниже приводится описание нового для флоры России вида, с использованием данных, полученных при изучении образца из Приморского края. К сожалению, в российском образце отсутствуют спорофиты, поэтому характеристика спорофита дается по литературным данным с учетом изучения японских образцов, хранящихся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Stereodon calcicola (Ando) Afonina et Cherdantseva comb. nov. — *Hypnum calcicola* Ando. 1958, Journ. Sci. Hiroshima Univ. B, div. 2 (8) : 167, «calcicolum» (см. рисунок).

Typus: M. Honshu. Saitama: Mt. Buko, on limestone, 22 VII 1951, H. Ando, n. 3366 (HIRO).

Растения средних размеров, образуют подушковидные желто-зеленые до золотисто-бурых дерновинки. Стебель крепкий, красновато-бурый, простертый, до 4 см дл., неравномерно рыхло перисторазветвленный; на поперечном срезе округлый до овального, со слабо развитым центральным пучком, без гиалодермиса, по периферии в 3—4 ряда располагаются толстостенные клетки, к центру переходящие в более крупные тонкостенные клетки сердцевины. Веточки распростертые, более или менее плоско облиственные, 3—8 мм дл. Псевдопарафиллии треугольно-ланцетные до округло-листоватых (Андо отмечает наличие ланцетных пара-



Stereodon calcicola (Ando) Afonina et Cherdantseva (Приморский край, Шкотовский р-н, сопка около с. Многоудобное, 5 IX 1930, Лазаренко (LE)).

1, *2* — стеблевые листья; *3*, *4* — веточные листья; *5* — поперечный срез стебля; *6* — верхушка листа; *7* — клеточная сеть в средней части листа; *8*, *9* — клетки углов основания стеблевого листа; *10* — псевдопарафиллия. Масштабные линейки: *1*—*4* — 1 мм; *5*, *3*, *9* — 80 мкм; *6*—*7* — 50 мкм; *10* — 100 мкм.

филлий!). Стеблевые листья от односторонне серповидно до кругообразно согнутых, 2.0—2.5 × 0.55—0.70 мм, от треугольно до продолговато-ланцетных, в основании несколько закругленные и постепенно сужены в длинную верхушку; край пильчатый только в верхней части листа, плоский; жилка двойная, ясная и довольно сильная, достигает 2/3 длины листа. Клетки середины листа линейные, 40—66 × × 2.5—3.0 мкм; клетки основания листа у жилки толстостенные пористые, желто-бурые; клетки углов основания крупные гиалиновые, образуют резко отграниченную, выпуклую группу, над ними располагаются мелкие толстостенные клетки в 3—4 ряда. Веточные листья более мелкие, короче заостренные, с более выраженной пильчатостью по краю почти до основания листа, ушковая группа небольшая, но довольно четко отграниченная. На некоторых листьях клетки пластинки листа на дорсальной стороне имеют несколько папиллозно выступающие верхние углы.

Растения однодомные. Внутренние перихециальные листья прямые, очень длинные, сильно складчатые, вверху неясно зубчатые. На дальневосточном материале самые крупные перихециальные листья достигают 5.5 мм дл., у японских образцов Андо указывает до 8.0 мм, но в образцах, хранящихся в LE, размеры колеблются от 5.5 до 7.0 мм. Ножка спорофита 2.0—3.0 см выс., гладкая, красновато-бурая, в сухом состоянии внизу закрученная вправо, вверху — влево. Коробочка продолговатая, 1.2—1.8 мм дл. (без крышечки) и 1.8—2.5 мм шир., наклоненная или горизонтальная, слабо согнутая, темно-рыжая, сухая, под устьем суженная; клетки экзотеция прямоугольные, тонкостенные, 18—40 × 18—25 мкм. Крышечка коническая. Перистом полноразвитый. Споры шероховатые, 15—22 мкм.

В образцах из Приморского края растения имеют лишь незрелые спорофиты и отличаются от японских несколько меньшими размерами, хотя у растений в японских образцах, хранящихся в Гербарии LE, отмечается вариабельность в размерах стеблевых, веточных и перихециальных листьев. По габитусу *Stereodon calcicola* несколько напоминает *S. plumaeformis* (Wilson) Mitt., но последний имеет более крупные размеры, более короткий и широкий кончик листа, и он двудомный. Другой близкий вид — *S. fauriei*, который в отличие от *S. calcicola* является менее крупным, стебель у него менее жесткий, обычно имеет красно-бурую окраску только в основании, в то время как стебель у *S. calcicola* красно-бурый и вверху, на поперечном срезе стебель у *S. fauriei* имеет выраженный местами гиалодермис, у *S. calcicola* он отсутствует; ушковая группа у *S. calcicola* более резко выражена и сильнее выпуклая, перихециальные листья более длинные (5.5—8.0 против 3.5—5.0 мм), и последний растет на выходах известняков, в то время как у *S. fauriei* — преимущественно на гнилых пнях и валежнике.

Экология. В Приморском крае *Stereodon calcicola* был собран на выходах известняков. В Японии, как отмечает H. Ando (1958), этот вид встречается исключительно на известняках.

Распространение. До сих пор *Stereodon calcicola* считался эндемиком Японии (Ando, 1972); он известен на островах Хонсю, Сикоку и Кюсю (Ando, 1958). Местонахождение вида в Приморском крае на данный момент является самой северной точкой его ареала.

Изученные образцы: Россия. Приморский (Южно-Уссурийский) край, Шкотовский р-н, сопка около с. Многоудобное (≈43°28′ N, 132°27′ E), 5 IX 1930, А. С. Лазаренко (LE, VLA). Япония. Mt. Torigata, Takaoka-gun, Kochi Pref. On boulder, in the Betula sp. forest; elevation about 1300 m. June 6, 1972, K. Saito (In: H. Inoue: Bryophyta selecta exsiccata) (LE). Honshu: Nagano-ken, Kami-iga-gun, Hase-mura, Shiroiwa, 1100 m alt., on limestone. Aprel 28, 1980, T. Suzuki (In: Musci Japonici exsiccati. Ser. 34 (1983). Ed. Z. Iwatsuki and A. Noguchi) (LE).

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48705).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афонина О. М., Игнатова Е. А., Максимов А. И. *Stereodon fertilis* (*Pylaisiaceae*, *Musci*) в России // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 2. С. 329—335.

Бардунов Л. В., Черданцева В. Я. Листостебельные мхи Южного Приморья. Новосибирск, 1982. 206 с.

Лазаренко А. С. Листяні мохи Радянського Далекого Сходу. IV // Бот. журн. АН УРСР. 1945. Т. 2. № 3—4. С. 185—216.

Ando H. The *Hypnum* species restricted to Japan and adjacent areas (3) // J. Sci. Hiroshima Univ. B. Div. 2. 1958. Vol. 8. P. 167—208.

Ando H. Distribution and speciation in the genus *Hypnum* in the circum-pacific region // J. Hattori Bot. Lab. 1972. N 35. P. 68—98.

SUMMARY

Stereodon calcicola (Ando) Afonina et Cherdantseva is reported from the Primorie Territory. This is the first record of the species in Russia. The species description is given, its ecology and distribution are discussed.

УДК 581.9(571.15) Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 11

© Г. С. Таран,[1] М. М. Силантьева,[2] А. А. Шибанова[2]

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ПОЙМАХ РЕКИ ОБИ И ЕЕ ПРИТОКОВ (АЛТАЙСКИЙ КРАЙ)

G. S. TARAN, M. M. SILANTIEVA, A. A. SHIBANOVA.
FLORISTIC RECORDS IN FLOODPLAINS OF THE OB RIVER AND ITS TRIBUTARIES (ALTAI TERRITORY)

[1] Западно-Сибирский филиал Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
630082 Новосибирск, ул. Жуковского, 100/1
Факс (383) 225-37-83
E-mail: gtaran@mail.ru
[2, 3] Алтайский государственный университет
656099 Барнаул, пр. Ленина, 67
Факс (3852) 67-09-28
E-mail: msilan@mail.ru
Поступила 16.04.2007

Сообщается о находке *Middendorfia borysthenica*, нового для Алтайского края вида. Приводятся сведения о новых местонахождениях 19 редких видов, из которых 6 видов длительно не собирались на территории края.

Ключевые слова: флористические находки, Алтайский край.

В ходе полевых исследований флоры и растительности поймы р. Оби в пределах Алтайского края, проведенных авторами в 1992—1996, 2004—2006 гг., был обнаружен новый для Алтайского края род и вид; для 19 редких на территории края видов выявлены новые местонахождения. Материалы хранятся в гербарии Алтайского государственного университета (ALTB). Названия таксонов даются согласно сводке С. К. Черепанова (1995).

Новый для Алтайского края вид

Middendorfia borysthenica (Bieb. ex Schrank) Trautv. Единственное местонахождение в Алтайском крае. Вид обнаружен в следующем пункте: Каменский р-н, к востоку от протоки Нижняя Заломная, пойменная грива центральной зоны, злаково-разнотравно-раннеосоковый луг, очень редко, 9 VIII 2006, Г. С. Таран.

Ближайшее известное местонахождение расположено в 28 км на юго-восток у с. Мереть Сузунского р-на Новосибирской обл. (Красноборов, Таран, 1998в).

Длительно не собиравшиеся на территории края виды

Ranunculus reptans L. Спорадически встречающийся, редкий на территории края вид. Приводился П. Н. Крыловым (1931) только для окр. Барнаула, позднее — для Красногорского р-на (Куцев, 2003).

Вид найден нами в следующем пункте: Бийский р-н, окр. с. Стан-Бехтемир, нижнее течение р. Бия, илистый берег полузамкнутого заливчика, 25 VIII 1994, Г. С. Таран.

Elatine hydropiper L. Вид, не собиравшийся после упоминания о нем П. Н. Крыловым (1935а), который отмечал его на мелководьях и по сырым берегам в окр. г. Барнаула, а также на вершине горы Синюха (около Колыванского завода). Нами был найден: Бийский р-н, окр. с. Стан-Бехтемир, крупный остров в русле р. Бии, илистое мелководье полузамкнутого заливчика, 25 VIII 1994, Г. С. Таран.

Peplis alternifolia Bieb. Как и предыдущий вид, был приведен П. Н. Крыловым (1935б) для юго-запада края по сборам И. Ю. Месоеда в 1931 г.

В последнее время вид собран: Каменский р-н, к востоку от протоки Нижняя Заломная, пойменная грива центральной зоны, злаково-разнотравно-раннеосоковый луг, 22 VII 2006, Г. С. Таран, А. А. Шибанова.

Ближайшее местонахождение вида располагается в 15 км на восток-юго-восток у с. Верхний Сузун Сузунского р-на Новосибирской обл. (Таран, 1995; Красноборов, Таран, 1998б).

Lindernia procumbens (Krock.) Borb. Первое упоминание о его местонахождении — сборы П. Н. Крылова на пойменных лугах между Барнаулом и Чесноковкой (ныне г. Новоалтайск), с цветками и недозрелыми плодами в начале июля 1915 г. (Крылов, 1939).

Значительно позже этот вид собран вновь: Бийский р-н, окр. окр. с. Стан-Бехтемир, нижнее течение р. Бия, илистая отмель, очень редко, 26 VIII 1994, Г. С. Таран; Каменский р-н, высокий берег протоки Нижняя Заломная, сбитый луг на стоянке рыбаков, изредка, 15 VII 2006, Г. С. Таран, А. А. Шибанова; там же, к востоку от протоки Нижняя Заломная, пойменная грива центральной зоны, злаково-разнотравно-раннеосоковый луг, нередко, 22 VII 2006, Г. С. Таран, А. А. Шибанова.

В Алтайском крае вид ранее указывался только для территории Первомайского р-на и г. Барнаула (Косачев, 2003 — по сборам П. Н. Крылова и Г. С. Тарана). Ближайшие находки вида в Западной Сибири сделаны в Сузунском р-не Новосибирской обл. в окр. с. Мереть (Таран, 1998) и в Кемеровской обл. в верхнем течении р. Томи (Мальцева, Яковлева, 1987).

Scirpus lateriflorus J. F. Gmel. Ранее в Алтайском крае вид был известен из Кулундинского р-на и окрестностей г. Барнаула (Красноборов, 2003 г.).

Нами вид был найден в следующих пунктах: Каменский р-н, высокий берег протоки Нижняя Заломная, сбитый луг на стоянке рыбаков, спорадически, 15 VII 2006, Г. С. Таран, А. А. Шибанова; там же, к востоку от протоки Нижняя Заломная, пойменная грива центральной зоны, злаково-разнотравно-раннеосоковый луг, очень редко, 22 VII 2006, Г. С. Таран, А. А. Шибанова; там же, высокий берег протоки Нижняя Заломная, колея полевой дороги в прирусловой зоне поймы, местами нередко и в виде крупных экземпляров, 28 VII 2006, Г. С. Таран.

Ближайшие местонахождения вида располагаются в Сузунском р-не Новосибирской обл. в окр. сел Мереть и Верхний Сузун (Красноборов, Таран, 1998а).

В «Определителе растений Алтайского края» (Красноборов, 2003г) указывается, что второй прицветный лист у *Scirpus lateriflorus* достигает в длину 2 см. В наших сборах у некоторых растений длина второго прицветного листа достигает 68 мм.

Scirpus supinus L. П. Н. Крылов отмечал этот вид в долине р. Обь в окр. г. Барнаула и между ним и Чесноковкой, а также в Сузунском р-не Новосибирской обл. на пойменных лугах около с. Мереть (Крылов, 1929).

Нами вид обнаружен: Каменский р-н, к востоку от протоки Нижняя Заломная, пойменная грива центральной зоны, злаково-разнотравно-раннеосоковый луг, нередко, 22 VII 2006, Г. С. Таран, А. А. Шибанова; там же, центральная зона поймы, полевая дорога, спорадически, 27 VII 2006, Г. С. Таран. По характеру распространения сходен с предыдущим видом, но более обычен как на дорогах, так и на лугах с доминированием и содоминированием *Carex praecox* Schreb.

Новые местонахождения редких видов

Halerpestes sarmentosa (Adams) Kom. На территории края вид не является редким, но в пойме р. Оби ранее не собирался (Силантьева, 2006).

Нами вид обнаружен в сообществе пойменного эфемеретума: Первомайский р-н, с. Бобровка, пойма р. Оби, илистая отмель в устье р. Бобровки, 4 IX 1992, Г. С. Таран.

Spergularia diandra (Guss.) Boiss. Редкий вид левобережной лесостепи и степной зоны края, где встречается в окр. Барнаула, а также в Поспелихинском, Рубцовском и Шелаболихинском районах (Красноборов, 2003б).

Нами обнаружено местонахождение вида в пойме р. Оби: Первомайский р-н, с. Бобровка, берег протоки, песчаные наносы между первой и второй прирусловыми гривами, 27 VIII 1992, Г. С. Таран. Определил В. В. Зуев.

Rorippa dogadovae Tzvel. Ранее вид указывался для Рубцовского, Топчихинского и Тальменского районов Алтайского края (Эбель, 1997; Силантьева, 2003).

Нами обнаружено местонахождение вида в пойме р. Оби: Каменский р-н, берег протоки Старая Обь, 1 IX 2006, Г. С. Таран.

Veronica biloba L. В Алтайском крае вид ранее указывался для Угловского и Михайловского районов (Хрусталева, 2000; Косачев, 2001).

На пойменных лугах отмечено новое местонахождение вида: Каменский р-н, пойма р. Оби, высокий восточный берег протоки Нижняя Заломная, разнотравно-злаково-раннеосоковый луг, очень редко, 21 VII 2006, Г. С. Таран, А. А. Шибанова.

Callitriche hermaphroditica L. В Алтайском крае вид ранее собирался ниже по течению р. Оби на территории Быстроистокского, Усть-Пристанского, Калманского и Шелаболихинского районов (Дурникин, 2003; Силантьева, 2006).

Нами вид найден в следующем пункте: Бийский р-н, окр. с. Стан-Бехтемир, крупный остров в русле р. Бии, илистое мелководье полузамкнутого заливчика, 25 VIII 1994, Г. С. Таран.

Pulicaria vulgaris Gaertn. В крае вид отмечен в Локтевском (Красноборов, 2003а), Рубцовском районах (Терехина, Копытина, 1999; Хрусталева, 2000) и Змеиногорске (Жихарева, Силантьева, 2003).

Нами вид найден в следующем пункте: Первомайский край, в 3 км на юг от с. Бобровка, илистый берег протоки, 29 VIII 1992, Г. С. Таран.

Potamogeton trichoides Cham. et Schlecht. Впервые для края приведен Д. В. Золотовым (2005) из бассейна р. Барнаулки.

Нами обнаружены следующие местонахождения вида: Бийский р-н, окр. с. Стан-Бехтемир, крупный остров в русле р. Бии, илистое мелководье полузамкнутого заливчика, 25 VIII 1994, Г. С. Таран; Топчихинский р-н, правобережная терраса р. Обь, оз. Бол. Чирики, 28 VII 2004, М. М. Силантьева; Каменский р-н, в 10 км на север от с. Киприно, восточный берег протоки Нижняя Заломная, на мелководье в озере Домашнем, 19 VIII 2006, А. А. Шибанова.

В Новосибирской обл. вид отмечен ниже по течению Оби в Ордынском и Новосибирском районах (Шауло, 2000).

Epipactis helleborine (L.) Crantz. Довольно редко встречаемый в крае вид (Силантьева, 2006). Ранее для поймы верхней Оби не приводился.

Нами вид найден в пойме р. Оби: Первомайский р-н, окр. с. Бобровка, белотополевый лес, 6 IX 1992, Г. С. Таран.

Juncus vvendskii V. Krecz. На территории Западной Сибири вид был известен из Угловского р-на Алтайского края и Омской обл. (Красноборов, 2003в; Бекишева и др., 2003).

В Алтайском крае вид найден в следующем пункте: Шелаболихинский р-н, в 4 км на север от с. Киприно, краткопоемный луг, 2 VI 2006, А. А. Шибанова.

Dichostylis micheliana (L.) Nees. Ранее вид отмечался значительно ниже по течению р. Оби на территории Калманского, Первомайского и Шелаболихинского районов, а также в среднем и верхнем течении р. Чумыш в Заринском и Целинном районах (Красноборов, 2003д; Силантьева, Шибанова, 2005).

В крае обнаружены новые местонахождения вида: Тальменский р-н, с. Тальменка, нижнее течение р. Чумыш, илистая отмель у автодорожного моста, 19 IX 1993, Г. С. Таран; Бийский р-н, окр. с. Стан-Бехтемир, нижнее течение р. Бия, илистый берег, 30 VIII 1994, Г. С. Таран.

Eragrostis amurensis Probat. В Алтайском крае вид ранее был известен из Алтайского, Ключевского, Первомайского и Локтевского районов (Хрусталева, 2000; Эбель, 2001; Ломоносова, 2003б).

Нами собран: Тальменский р-н, с. Тальменка, пойма р. Чумыш, меженная отмель у автодорожного моста, 29 IX 1993, Г. С. Таран; Курьинский р-н, окр. с. Озерки, пойма р. Чарыш, остров, на песчаной косе, 4 VIII 1994, Г. С. Таран; Бийский р-н, окр. с. Стан-Бехтемир, нижнее течение р. Бия, илисто-песчаная отмель, 26 VIII 1994, Г. С. Таран; Каменский р-н, высокий берег протоки Нижняя Заломная, песчаный участок грунтовой дороги, 29 VII 2006, Г. С. Таран.

Crypsis schoenoides (L.) Lam. В Алтайском крае вид ранее был известен из Локтевского, Поспелихинского, Рубцовского и Чарышского районов (Ломоносова, 2003в).

Нами обнаружены новые местонахождения: Первомайский р-н, с. Бобровка, пойма р. Оби, илисто-песчаная отмель, 25 VIII 1992, Г. С. Таран; Курьинский р-н, окр. с. Озерки, пойма р. Чарыш, остров, на песчаной косе, 4 VIII 1994, Г. С. Таран.

Leersia oryzoides (L.) Sw. Редкий вид, ранее на территории края был известен только из северных предгорий Алтая (Алтайский, Красногорский и Смоленский районы) (Ломоносова, 2003а).

Интересно нахождение вида в пойменных сообществах верхней Оби: Первомайский р-н, с. Бобровка, пойма р. Оби, илисто-песчаная отмель, 4 IX 1992, Г. С. Таран; Бийский р-н, окр. с. Стан-Бехтемир, нижнее течение р. Бия, илисто-песчаная отмель, 30 VIII 1994, Г. С. Таран.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бекишева И. В., Свириденко Б. Ф., Зарипов Р. Г., Буданова М. Г., Зябликова Ю. А. Флористические находки в Омской области // Бот. журн. 2003. № 4. С. 146—150.

Дурникин Д. А. Род *Callitriche* L. // Определитель растений Алтайского края. Новосибирск, 2003. С. 389—390.

Жихарева О. Н., Силантьева М. М. Конспект флоры северных предгорий Алтая // Флора и растительность Алтая (Тр. Южно-Сибирского ботанического сада). Барнаул, 2003. Т. 8. С. 5—109.

Золотов Д. В. Новые виды для флоры бассейна р. Барнаулки // Turczaninowia. 2005. Т. 8. Вып. 4. С. 58—72.

Косачев П. А. Конспект видов сем. Норичниковых — *Scrophulariaceae* Juss. Алтайского края // Флора и растительность Алтая (Тр. Южно-Сибирского ботанического сада). Барнаул, 2001. Т. 6. С. 73.

Косачев П. А. Род *Lindernia* All. // Определитель растений Алтайского края. Новосибирск, 2003. С. 353.

Красноборов И. М. Заметки по флоре Алтайского края // Turczaninowia. 2003а. Т. 6. Вып. 1. С. 58—62.

Красноборов И. М. Род *Spergularia* L. // Определитель растений Алтайского края, Новосибирск, 2003б. С. 92—93.

Красноборов И. М. Род *Juncus* L. // Определитель растений Алтайского края, Новосибирск, 2003в. С. 509—511.

Красноборов И. М. Род *Scirpus* L. // Определитель растений Алтайского края, Новосибирск, 2003г. С. 517—519.

Красноборов И. М. Род *Dichostylis* Beauv. ex Lest. // Определитель растений Алтайского края, Новосибирск, 2003д. С. 520.

Красноборов И. М., Таран Г. С. Камыш бокоцветковый — *Scirpus lateriflorus* J. F. Gmel. // Красная книга Новосибирской области: Растения. Новосибирск, 1998а.

Красноборов И. М., Таран Г. С. Бутерлак очереднолистный — *Peplis alternifolia* Bieb. // Красная книга Новосибирской области: Растения. Новосибирск, 1998б. С. 85.

Красноборов И. М., Таран Г. С. Миддендорфия днепровская — *Middendorfia borysthenica* (Bieb. ex Schrank) Trautv. // Красная книга Новосибирской области: Растения. Новосибирск, 1998в. С. 86.

Крылов П. Н. Род *Scirpus* L. // Флора Западной Сибири. Томск, 1929. Т. 3. С. 395—411.

Крылов П. Н. Род *Ranunculus* L. // Флора Западной Сибири. Томск, 1931. Т. 5. С. 1176—1209.

Крылов П. Н. Род *Elatine* L. // Флора Западной Сибири. Томск, 1935а. Т. 8. С. 1909—1910.

Крылов П. Н. Род *Peplis* L. // Флора Западной Сибири. Томск, 1935б. Т. 8. С. 1953—1954.

Крылов П. Н. Род *Lindernia* L. // Флора Западной Сибири. Томск, 1939. Т. 10. С. 2433—2434.

Куцев М. Г. Род *Ranunculus* L. // Определитель растений Алтайского края. Новосибирск, 2003. С. 67—72.

Ломоносова М. Н. Род *Leersia* Sw. // Определитель растений Алтайского края. Новосибирск, 2003а. С. 548.

Ломоносова М. Н. Род *Eragrostis* L. // Определитель растений Алтайского края. Новосибирск, 2003б. С. 581.

Ломоносова М. Н. Род *Crypsis* Aiton // Определитель растений Алтайского края. Новосибирск, 2003в. С. 581—582.

Мальцева А. Т., Яковлева Г. И. Редкие водные растения Кемеровской области // Флора, растительные ресурсы Сибири. Томск, 1987. С. 116—120.

Силантьева М. М. Флористические находки в Алтайском крае // Turczaninowia. 2003. Т. 6. Вып. 1. С. 85—87.

Силантьева М. М. Конспект флоры Алтайского края. Барнаул, 2006. 392 с.

Силантьева М. М., Шибанова А. А. Флористические находки в пойме р. Обь в пределах Алтайского края // Матер. IV Междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии», Барнаул, 12—14 декабря 2005 г. Барнаул, 2005. С. 76—78.

Таран Г. С. Малоизвестный класс растительности бывшего СССР — пойменный эфемеретум (Isoëto—Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 43) // Сиб. экол. журн. 1995. Т. 2. № 4. С. 373—382.

Таран Г. С. Линдерния лежачая — *Lindernia procumbens* (Krock.) Borb. // Красная книга Новосибирской области: Растения. Новосибирск, 1998. С. 68.

Терёхина Т. А., Копытина Т. М. Новые и редкие для флоры Алтайского края заносные виды растений // Turczaninowia. 1999. Т. 2. Вып. 3. С. 24—28.

Хрусталева И. А. Конспект флоры Кулунды // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 2000. Вып. 6. С. 58—93.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шауло Д. Н. *Potamogeton* L. // Определитель растений Новосибирской области. Новосибирск, 2000. С. 371—376.

Эбель А. Л. Список крестоцветных (*Brassicaceae*) Алтайского края // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 1997. Вып. 3. С. 32—38.

Эбель А. Л. Адвентивная флора Алтайского края // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 112—124.

SUMMARY

The find of *Middendorfia borysthenica*, a new species to the Altai Territory, is reported. The data on new localities of 19 rare species are presented, 6 of the species were not collected in the Altai Territory over a long time.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47 + 57) : 58

© Т. Н. Попова

К 90-ЛЕТНЕМУ ЮБИЛЕЮ ЛЮДМИЛЫ ИВАНОВНЫ ИВАНИНОЙ

T. N. POPOVA. TOWARDS THE 90th ANNIVERSARY OF LYUDMILA IVANOVNA IVANINA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
Поступила 17.05.2007

Замечательный юбилей встречает Л. И. Иванина, почетный член Русского ботанического общества (РБО) (ВБО), разносторонний специалист-ботаник, известный систематик мирового уровня, знаток таксономии и карпологии семейств *Scrophulariaceae* и *Gesneriaceae.*

Людмила Ивановна Иванина родилась 20 сентября 1917 г. в Петроградской губернии на ст. Саблино в семье железнодорожного служащего, ее мать работала в школе. Несмотря на материальные трудности, Л. И. окончила десятилетку в Московском р-не г. Ленинграда в 1935 г. и в тот же год поступила в Ленинградский государственный университет (ЛГУ) на биологический факультет. В студенческие годы в 1938 г. под руководством проф. С. В. Юзепчука Л. И. участвовала в поездке в Крым с целью сбора и изучения растений его южного берега. Учеба в ЛГУ завершилась в 1940 г. получением диплома с отличием. Л. И. сразу же была принята научно-техническим работником в Ботанический институт АН СССР (БИН) в Отдел растительного сырья. В начале Великой Отечественной войны Л. И. работала вместе с сотрудниками института на рытье окопов под Ленинградом и дежурила в госпитале (в больнице им. Эрисмана). Л. И. перенесла тяжелые дни блокады вместе с малолетней дочерью, испытала горечь потери мужа на фронте в 1942 г. и матери в блокадном городе в том же году. В феврале 1942 г. она была эвакуирована вместе с сотрудниками БИН по льду Ладожского озера на «Большую землю», затем в г. Казань. В эвакуации (1942—1943 гг.) Л. И. работала над изучением видов флоры Татарии на витаминоносность и по интродукции лекарственных растений.

Еще до начала войны Л. И. успела подготовить ботанические характеристики видов *Iridaceae* для «Химического справочника по растительному сырью» и *Actinidia kolomikta* для сборника «Ареалы полезных растений». М. М. Ильин, зав. Отделом, отмечал в 1943 г. в производственной характеристике Л. И. Иваниной ее успехи в самостоятельной работе, участие в общих делах Отдела, в составлении ареалов видов под руководством М. М. Ильина (*Chenopodiaceae*, *Trifolium lupinaster*) и В. П. Малеева (*Quercus*).

В студенческие годы ею начато изучение систематики видов рода *Digitalis* СССР. Работа была заслушана и одобрена кафедрой морфологии и систематики ЛГУ. Именно это исследование стало затем темой кандидатской диссертации, выполненной в трудные военные и послевоенные годы (1943—1947 гг.) под руко-

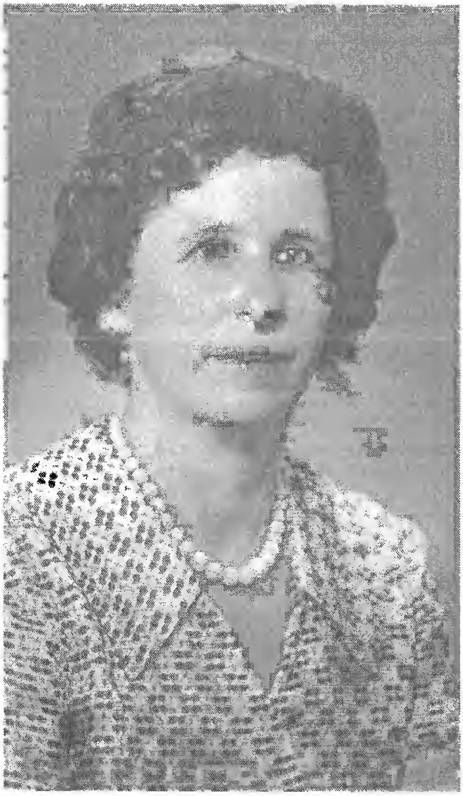


Рис. 1. Людмила Ивановна Иванина.

водством чл.-корр. АН СССР директора БИН АН СССР Б. К. Шишкина. В 1947 г. Л. И. была переведена младшим научным сотрудником в Ботанический музей. Опубликованная позднее (1955) монография благодаря тщательности выполненных исследований, высокому научному уровню сохранила свое значение в мировой ботанической науке и поныне. Таксономическая обработка рода *Digitalis* вошла и в классическую «Флору СССР» (1955) наряду с характеристикой рода *Leptorhabdes* Schrenk и описанием нового рода *Spirostegia* Ivanina. Так Л. И. стала членом большого коллектива авторов «Флоры СССР».

В 1959 г. Л. И. перешла работать из Музея в Гербарий БИН. Значительную часть времени и сил она отдавала изучению сложного в таксономическом отношении сем. *Scrophulariaceae*. Л. И. внесла большой вклад в познание видов этого семейства в пределах Северной Евразии — от Арктики до Центральной Азии и Дальнего Востока. Ею были определены огромные гербарные материалы, не изучавшиеся более 100 лет. Л. И. выполнены таксономические обзоры в изданиях: «Флора СССР» (Т. 22, 1955) — 3 рода, «Флора средней полосы европейской части СССР» П. Маевского (9-е изд. 1964) — сем. *Scrophulariaceae* (кроме рода *Veronica*), «Растения Центральной Азии» (1970), «Флора Северо-Востока европейской части СССР» (1977) — 13 родов, «Арктическая флора СССР» (1980), «Флора европейской части СССР» (за исключением 4 родов), «Сосудистые растения Советского Дальнего Востока» (1991). Особое внимание ею уделялось роду *Pedicularis*, разработке его системы, были описаны новые виды, секции, другие таксоны и выполнены необходимые номенклатурные комбинации (1974, 1975, 1976, 1986, 1991, 1998, 2005 гг.).

Л. И. впервые изучила плоды и семена 80 родов сем. Геснериевых из коллекций Музея, Гербария и присланных из различных стран. Ею опубликован ряд статей, в том числе в Великобритании (1965, 1966) и монография «Семейство Геснериевых. Карпологический обзор» (1967). В книге впервые были даны карпологические характеристики видов 80 родов из разных триб 4 подсемейств геснериевых, дан обзор системы (с внесенными в нее добавлениями и изменениями) всего семейства — 120 родов. Эта работа была высоко оценена мировыми специалистами.

Уделяла внимание Л. И. и другим семействам, например *Rosaceae* (1964). Она является участником подготовки издания «Конспект флоры Кавказа»: кроме обработки рода *Digitalis*, ею был подготовлен таксономический конспект сем. *Solanaceae* (2000).

Л. И. Иванина является высококвалифицированным систематиком мирового уровня, специализирующимся по сложным таксономическим группам — семействам *Scrophulariaceae*, *Gesneriaceae*, *Solanaceae* и др. Она автор 3 монографий, таксономических обработок в различных «Флорах» и большого числа научных публикаций. Л. И. описан новый род сем. *Scrophulariaceae* — *Spirostegia*, новые виды родов *Pedicularis*, *Scrophularia*, *Rhinanthus*.

Л. И. — участник многих экспедиций БИН АН СССР. В 1945 г. работала в составе Северо-Кавказской комплексной экспедиции СОПС АН СССР под руководством проф. В. Б. Сочавы совместно с В. И. Грубовым и В. В. Липатовой по обследованию бассейна р. Уруп — притока Кубани. Весной 1950 г. она была включена в состав Дальневосточной экспедиции АН СССР (под руководством проф. В. Н. Васильева) по продвижению культуры чая на Дальний Восток. Маршрут экспедиции проходил в Южном Приморье от границы с Корейской Народной Республикой по побережью Тихого океана, включая заповедник Кедровая падь, и до южных отрогов Сихотэ-Алиня. В ряде пунктов был сделан посев семян чая и собраны растения, гербарий передан в Дальневосточный сектор БИН.

Летом 1952 г. Л. И. была командирована в г. Саратов для участия в комплексной научной экспедиции СОПС АН СССР (совместно с экспедицией БИН АН СССР) по полезащитному лесоразведению. В задачу экспедиции входили составление карт растительности и геоботаническое районирование Северного Прикаспия (опубликовано в работе И. В. Ларина, Е. В. Шифферс, Л. И. Иванина и др., 1954 г.).

В 1955 г. Л. И. была включена в состав «Особой комплексной экспедиции по землям нового сельскохозяйственного освоения». Работа велась в Алтайском крае по картированию пастбищ и их районированию с целью наиболее рационального использования земель. Были составлены карты природных районов растительного покрова и опубликованы 2 статьи (1958 г.) о растительности и природных кормовых угодьях Алтайского края (исключая Горный Алтай). Л. И. были подготовлены публикации по результатам изучения лекарственных (1954), медоносных (1958) и кормовых (1954) растений, выявлению их запасов в природе.

В 1958 и 1960 гг. во время выездов в Грузию с целью изучения вертикальной поясной растительности Л. И. вместе с Е. В. Волковой были посещены районы Центрального Кавказа — Казбеги, Малого Кавказа — окрестности Бакуриани, г. Цхра-Цхаро, Богдановский р-н Грузии и окр. Ахалцихе. Затем состоялось посещение Лагодехского заповедника и подъем на перевал Главного Кавказского хребта (через окрестности оз. Черных скал), повсюду производился сбор гербария. В последующие годы Л. И. неоднократно выезжала на Кавказ: в Талыш, Кавказский государственный заповедник, Центральный Кавказ.

В 1961 г. по поручению вице-президента ВБО чл.-корр. Б. К. Шишкина как член бюро секции «Флоры и растительности» Л. И. участвовала в подготовке и

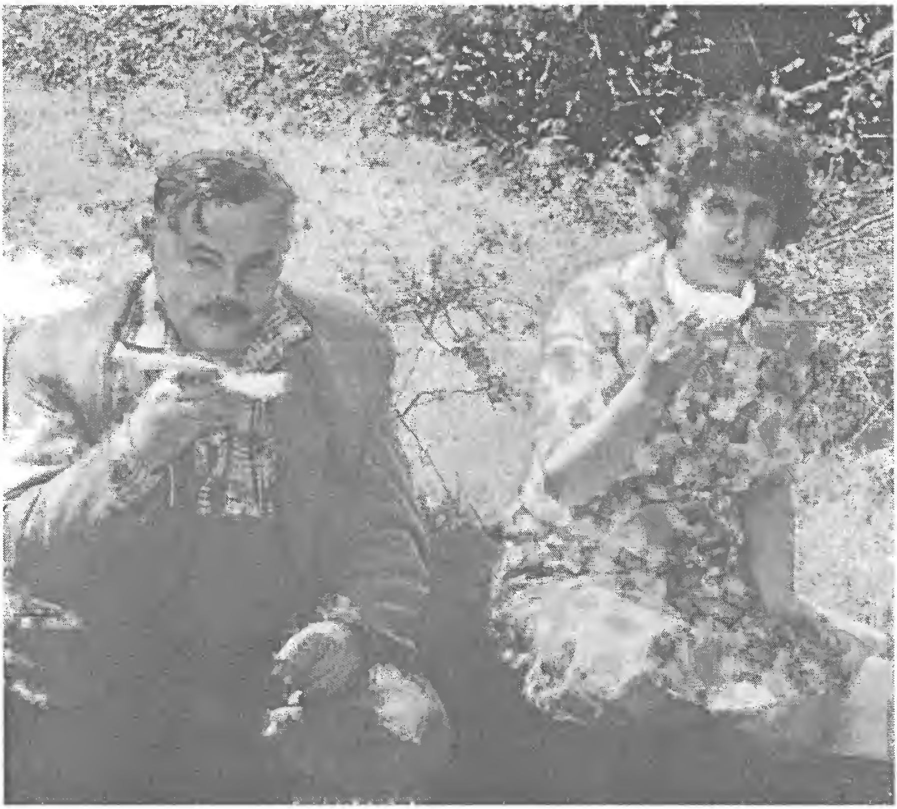


Рис. 2. А. И. Толмачев и Л. И. Иванина. Грузия, 1961.

проведении в Тбилиси Второго Всесоюзного совещания по изучению и освоению флоры и растительности высокогорий. Материалы совещания были подготовлены ею (в качестве секретаря совещания) и опубликованы в сборниках «Проблемы ботаники» (Т. 7—35 п. л., Т. 8—20 п. л.). Отчет был опубликован в «Ботаническом журнале» (1962). В дальнейшем под руководством А. И. Толмачева была организована комиссия ВБО по изучению флоры и растительности высокогорий, в деятельности которой Л. И. принимала самое активное участие в качестве ученого секретаря.

В 1964 г. во время ботанико-географической экскурсии по Карпатам был собран гербарий и опубликована статья (1965). В 1965 г. в Киргизии совместно с В. И. Грубовым собран гербарий (700 листов). Ботанико-географическая экскурсия по Тянь-Шаню была описана в статье «Ботанического журнала» (1966).

Кроме Ленинграда (1958) и Тбилиси (1961), «высокогорные» совещания проводились во Фрунзе (1965), Душанбе (1968), Баку (1972), Ставрополе (1974), Новосибирске (1977), на Урале (Миасс, 1982), Камчатке (1987), Кольском п-ове (Апатиты, 1984).

Значительна роль Л. И. в проведении XII Международного Ботанического конгресса в Ленинграде (1975) и послеконгрессных экскурсий на Кавказ.

Л. И. постоянно выполняла большую редакторскую работу по подготовке к печати и изданию многих книг и атласов — «Атласу лекарственных растений» (1962), «Ботаническому атласу» (1963), Алфавитному указателю к тт. I—XXX «Флоры

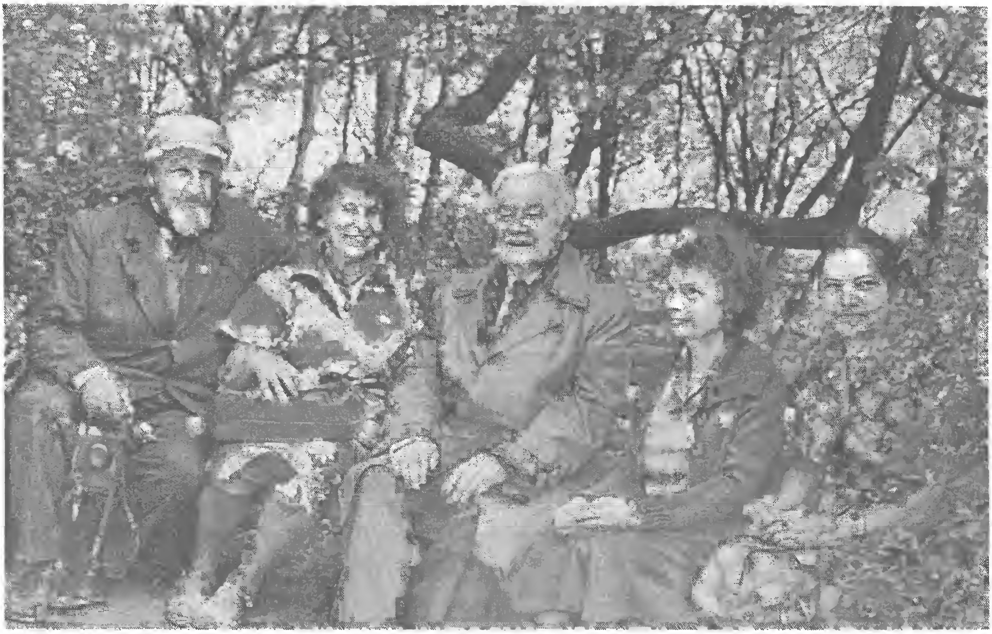


Рис. 3. В Ужгороде (май 1981 г.).

Слева направо: И. Х. Блюменталь, Л. И. Иванина, С. С. Фодор, В. Н. Гладкова, Т. Н. Попова.

СССР» (1964), Растительности мира, Путеводителю по экспозиции Музея (1965), сборникам трудов по изучению высокогорий СССР, коллективных монографий, фундаментальных сборников «Проблемы ботаники» (Т. 8 — 1965, 1966), тезисов докладов, совещаний.

В Гербарии Л. И. выполняла большую работу по обработке гербарных сборов. Руководила ряд лет работой дублетного сектора, регулярным выпуском издания «Список растений Гербария флоры СССР» (вып. 21—25). Неоценим вклад Л. И. в сбор и вовлечение гербарных материалов в научный оборот, подготовку и издание научных трудов Ботанического института.

В послевоенные годы Л. И. была одним из активных работников Музея. Участвовала в разработке проекта реконструкции Музея, размещения фондов, привела в порядок коллекцию крупных древесных стволов, разрабатывала важнейшие экспозиции, изучала коллекцию плодов и семян, участвовала в организации выставок (1949, 1952), экспозиций «Растительность мира» (1956), вела просветительскую деятельность — лекции, экскурсии, конкурсы.

Л. И. активно работала для издания «Жизнь растений» под руководством акад. А. Л. Тахтаджяна. Ею даны квалифицированные, точные характеристики значительного числа крупных морфологически сложных семейств цветковых растений. Л. И. активно участвовала в общественной жизни института, что неоднократно отмечалось руководством института и Президиумом Академии наук благодарностями и премиями.

Краткое перечисление разнообразных направлений деятельности Л. И. показывает ее преданность науке, высокую трудоспособность, широкую эрудицию, умение работать в больших коллективах. Для всех приезжающих в БИН Л. И. являлась прекрасным тактичным консультантом, примером ленинградского (питерского) гостеприимства, культуры, обаяния, не подверженного испытаниям времени. Деятельность Л. И. и ее прекрасные качества ученого неизменно вызывают признание и благодарность коллег из Москвы, с Дальнего Востока и Сибири, из Средней Азии и Кавказа, Украины и других регионов. Она патриот нашего города, блокадница, награждена медалями «За оборону Ленинграда», «За доблестный труд в Великой Отечественной войне». Л. И. участвовала в восстановлении города после блокады, оранжерей и сада.

Поздравляем с юбилеем дорогую Людмилу Ивановну, рады ее творческому долголетию и желаем дальнейших успехов и здоровья.

СПИСОК НАУЧНЫХ ТРУДОВ ИВАНИНОЙ ЛЮДМИЛЫ ИВАНОВНЫ

1946. Новый вид рода *Digitalis* L. // Бот. матер. герб. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. М.; Л. Т. 9. Вып. 4—12. С. 204.

1949. Музей достижений И. В. Мичурина // Бот. журн. Т. 34. № 5. С. 552—558. (Совместно с И. В. Грушвицким).

Монография рода наперстянка (*Digitalis* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 12 с.

Монография рода наперстянка (*Digitalis* L.): Дис. ... канд. биол. наук. Л. 243 с. (машинопись).

1952. За пропаганду мичуринской науки. Новая экспозиция «Передовая мичуринская биология» в Музее Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР // Бот. журн. Т. 37. № 1. С. 32—44. (Совместно с И. В. Грушвицким).

1954. Наперстянка // Медгиз. М. С. 220. (Совместно с Ф. А. Сацыперовым, П. Ф. Демьянец и др.).

Основные закономерности распределения растительности и геоботаническое районирование Северного Прикаспия в пределах междуречья Волга—Урал // Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной зонах СССР. С. 9—31. (Совместно с И. В. Лариным, Е. В. Шифферс и др.).

1955. Новый род сем. *Scrophulariaceae* // Бот. матер. герб. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Т. 17. С. 386—393.

Род Наперстянка — *Digitalis* L. // Флора СССР М.; Л. Т. 22. С. 514—525. Род Лепторабдес — *Leptorhabdes* Schrenk // Там же. С. 526—528. Род Спиростегия — *Spirostegia* Ivanina // Там же. С. 512—513, 818.

Род *Digitalis* L. и его практическое применение // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Л. Сер. 1. Вып. 11. С. 198—302.

1956. Опыт создания музейной экспозиции «Растительность мира по ботанико-географическим областям» // Бот. журн. Т. 41. № 5. С. 667—680. (Совместно с И. В. Грушвицким и др.).

1958. Кормовая база пчеловодства. В кн.: Основы пчеловодства. Л., 207 с. (Совместно с Т. В. Виноградовой, М. П. Виноградовым, А. А. Доппельмаер).

Природные районы Алтайского края // Природное районирование Алтайского края. М. 210 с. (Совместно с В. Д. Александровой).

Растительный покров и природные кормовые угодья Алтайского края (без Горно-Алтайской АО) // Природное районирование Алтайского края. М. С. 135—160.

1961. Второе совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Редактор вып. Л. И. Иванина.

1962. Второе Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий [Тбилиси, июнь—июль 1961 г.] // Бот. журн. Т. 47. № 6. С. 908—913.

Rauwolfia sareptana Benth., *Cicuta virosa* L., *Digitalis ferruginea* L., *D. lanata* Ehrh., *D. purpurea* L. Таблицы в кн. «Атлас лекарственных растений СССР» / Под ред. Б. К. Шишкина. Гл. ред. акад. Н. В. Цицин. Медгиз. 703 с.

1963. Сем. *Ginkgoaceae*, *Parnassiaceae*, *Hydrangaeaceae*, *Mimosaceae*, *Caesalpinaceae*, *Thymelaceae*, *Hydrocharitaceae*. Литература. С. 76, 94—95, 109, 196 // Ботанический атлас. М. 503 с.

1964. Проблемы ботаники. Т. 7 / Под ред. А. И. Толмачева. 35 печ. л. (в составе редколлегии).

Сем. *Scrophulariaceae* (за искл. рода *Veronica*), сем. *Rosaceae* (за искл. родов *Rosa*, *Fragaria*), дополн. к родам *Potentilla*, *Rubus* // П. Ф. Маевский «Флора Средней полосы европейской части СССР» / Под общ. ред. чл.-корр. Б. К. Шишкина. Л. 9-е испр. и доп. изд. 880 с.

Флора СССР. Алфавитные указатели к тт. I—XXX «Флоры СССР» / Под ред. Е. Г. Боброва и Н. Н. Цвелёва. М. 264 с. (Совместно с Т. Г. Леоновой и Е. А. Маценко).

1965. Ботанико-географическая экскурсия на Украинские Карпаты // Бот. журн. Т. 50. № 3. С. 451—456. (Совместно с А. И. Толмачевым).

К морфологической классификации плодов сем. Геснериевых — *Gesneriaceae* Dum. // Проблемы современной ботаники. М.; Л. Т. 1. С. 54—59.

Применение карпологического метода в систематике сем. *Gesneriaceae* Dum. // Бот. журн. Т. 50. № 1. С. 29—43.

Растительность Дальнего Востока, Кавказа и Крыма, Средиземноморья, Восточной Азии и североамериканской части Голарктической области // Растительность мира. Путеводитель по экспозициям музея Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. М.; Л. С. 43—75.

Application of the carpological method to the taxonomy of *Gesneriaceae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. Vol. 26. N 4. P. 383—403.

1966. Третье совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий в г. Фрунзе и экскурсия по Центральному Тянь-Шаню // Бот. журн. Т. 51. № 5. С. 752—762.

1967. Семейство геснериевых. Карпологический обзор. Л. 126 с.

1969. Четвертое Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий в г. Душанбе [июнь 1968] // Бот. журн. Т. 54. № 11. С. 1775—1781.

1970. Семейство *Scrophulariaceae* Juss. // Растения Центральной Азии. Л. Вып. 5. С. 148—188.

1972. О норичнике сарептском — *Scrophularia sareptana* Kleop. // Новости систематики высших растений. Л. Т. 9. С. 253—256.

Пятое Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий [Баку, июнь 1971] // Бот. журн. Т. 57. № 9. С. 1188—1193.

1974. Географо-систематический обзор мытников (*Pedicularis*) Урала и Пай-Хоя // Тез. докл. VI Всесоюз. совещ. по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь. С. 170—172. (Совместно с О. В. Ребристой).

Род *Pedicularis* L. в Центральной Азии. В кн.: Растительный мир высокогорий и его освоение // Проблемы ботаники. Т. 12. С. 34—43.

1975. VI Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры высокогорий [Ставрополь, сентябрь 1974] // Изв. Сев. Кавк. научн. центра высшей школы. Ростов-на-Дону. № 3. С. 102—103.

Шестое Всесоюзное совещание по изучению и освоению флоры и растительности высокогорий // Бот. журн. Т. 60. № 10. С. 1524—1529.

Principal results in botanical investigation of high montain areas in USSR // В кн.: Тезисы докладов XII МБК. Л. (with A. I. Tolmatchev). С. 171.

Pedicularis L. genus and its florogenetic relations // В кн.: Тезисы докладов XII МБК. Л. Т. 1. С. 95.

1976. Наперстянка крупноцветковая, Н. реснитчатая, Н. ржавая, Н. шерстистая // Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М. С. 26, 127, 146, 270.

Новый вид *Pedicularis* L. из Южного Таджикистана // Новости систематики высших растений. Т. 13. С. 228—231.

1977. Особенности состава флоры верховья р. Б. Абакан // Седьмое Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Тез. докл. Новосибирск. С. 25—27. (Совместно с Е. В. Волковой).

Путеводитель ботанической экскурсии в Горный Алтай // Седьмое Всесоюзное совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий // Тез. докл. Новосибирск. С. 291—311. (Совместно с И. М. Красноборовым).

Сем. Норичниковых — *Scrophulariaceae* (13 родов) // Флора Северо-Востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Т. 4. 312 с.

1978. VII Всесоюзное Совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий (Новосибирск, июнь 1977) // Бот. журн. Т. 63. № 10. С. 1541—1552.

1979 (1978). Новый вид *Rhinanthus* из Крыма // Новости систематики высших растений. Т. 15. С. 213—216.

1980. Сем. LXIII. *Scrophulariaceae* Juss. — Норичниковые. Таблица для определения родов // Арктическая флора СССР. Л. Вып. 8. С. 263—265. Род 2. *Linaria* Mill. — Льнянка // Там же. С. 266—267. Род 3. *Lagotis* Gaertn. — Лаготис // Там же. С. 267—269. Род 4. *Veronica* L. — Вероника // Там же. С. 269—275. Род 6. *Melampirum* L — Марьянник // Там же. С. 287—288. Род 7. *Euphrasia* L. — Очанка // Там же. С. 289—293. Род 8. *Bartsia* L. — Бартсия // Там же. С. 292—293. Род 9. *Pedicularis* L. — Мытник // Там же. С. 293—331. Род 10. *Rhinanthus* L. — Погремок // Там же. С. 331—332.

1981. Семейство флакуртиевые (*Flacurtiaceae*) // Жизнь растений. М. Т. 5. С. 33—35. Семейство стахиуровые (*Stachyuraceae*) // Там же. С. 40—45. Семейство кипрейные (*Onagraceae*) // Там же. С. 224—228. Семейство геснериевые (*Gesneriaceae*) // Там же. С. 436—439.

1982. Семейство спаржевые (*Asparagaceae*) // Жизнь растений. М. Т. 6. С. 155—169. Семейство драценовые (*Dracenaceae*) // Там же. С. 169—171.

1983. Ботанические экскурсии по южному Уралу (Миасс, июль 1982 г.) // Бот. журн. Т. 68. № 12. С. 1709—1711.

VIII Всесоюзное Совещание по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий [Миасс, июнь—июль 1982] // Бот. журн. Т. 68. № 12. С. 1704—1709.

Новый вид мытника (*Pedicularis* L., *Scrophulariaceae*) из Таджикистана // Новости систематики высших растений. Т. 20. С. 174—176.

1984. О генезисе арктоальпийских и арктомонтанных видов семейства норичниковых Арктики / Всесоюз. конф. «Растительный покров субарктических высокогорий и проблема арктоальпийских флористических связей»: Тез. докл. Апатиты. С. 55—56.

1985. Сем. 142. *Scrophulariaceae* Juss. — Норичниковые (характеристика семейства, ключ родов) // Флора европейской части СССР. Т. 5. С. 201—204. Род 1. Авран.— *Gratiola* L. // Там же. С. 204—205. Род 2. Линдерния — *Lindernia* All. // Там же. С. 205—207. Род 3. Лужница — *Limosella* L. // Там же. С. 207—208. Род 4. Губастик — *Mimulus* L. // Там же. С. 208—209. Род 5. Додарция — *Dodartia* L. // Там же. С. 209—210. Род 6. Коровяк — *Verbascum* L. // Там же. С. 210—220. Род 7. Норичник — *Scrophularia* L. // Там же. С. 220—226. Род 8. Антирринум, Львиный зев — *Anthirrhinum* L. // Там же. С. 226—227. Род 9. Мизопатес — *Misopates* Rafin. // Там же. С. 227—228. Род 10. Хеноринум — *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. // Там же. С. 228—229. Род 11. Льнянка — *Linaria* Mill. // Там же. С. 229—236. Род 12. Цимбалярия — *Cymbalaria* Hill. // Там же. С. 237. Род 13. Киксия — *Kickxia* Dum. // Там же. С. 237—239. Род 14. Наперстянка — *Digitalis* L. // Там же. С. 239—240. Род 15. Лаготис — *Lagotis* Gaertn. // Там же. С. 240—241. Род 17. Кастиллея — *Castilleja* Mutis // Там же. С. 256—258. Род 19. Тоция — *Tozzia* L. // Там же. С. 267—268. Род 24. Бартсия — *Bartsia* L. // Там же. С. 287—288. Род 25. Мытник — *Pedicularis* L. // Там же. С. 288—300. Род 26. Погремок — *Rhinanthus* L. // Там же. С. 300—310. Род 27. Цимбохазма — *Cymbochasma* (Endl.) Klok. et Zoz // Там же. С. 310. Род 28. Петров крест — *Lathraea* L. // Там же. С. 310—311. Сем. *Bignoniaceae* Juss. — Бигнониевые // Там же. С. 311. Род Павловния — *Paulownia* Sieb. et Zucc. // Там же. С. 312—314.

1986. О криофильных мытниках (*Pedicularis*) Дальнего Востока. В кн.: Растительный покров высокогорий. Л. С. 29—35.

1991. Семейство норичниковых. Сем. *Scrophulariaceae* // Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. СПб. С. 334—359.

1998. Система подрода *Verticillatae* рода *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) флоры России и прилежащих территорий // Бот. журн. Т. 81. № 10. С. 92—100. (Совместно с Т. Н. Поповой).

(1997). New series *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) // Novon. Vol. 7. N 4. P. 373—375. (With T. N. Popova).

2000. Обзор семейства пасленовых (*Solanaceae*) во флоре Кавказа // Бот. журн. Т. 85. № 6. С. 138—152. (Совместно с Т. Н. Поповой).

2002. *Scrophulariaceae* // Plants of Central Asia: Plant collections from China and Mongolia. Vol. 5: *Verbenaceae* — *Scrophulariaceae* / Ed. chief V. I. Grubov — Enfield (New Hampshire, USA; Peymouth, UK): Science Publ. P. 241.

2004. А. И. Толмачев — руководитель и вдохновитель изучения флоры и растительности высокогорий России и сопредельных стран // Вестн. Санкт-Петербургского ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 1. К 100-летию А. И. Толмачева. С. 9—14.

2005. Таксономия и палиноморфология подрода *Sceptrum* рода *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) флоры России и сопредельных государств // Бот. журн. Т. 90. № 2. С. 257—264. (Совместно с Т. Н. Поповой и В. Н. Косенко).

УДК 92(47 + 57)58 Бот. журн., 2007 г., т. 92, № 11

© И. Г. Габриелян

СЕРГЕЙ ГЛЕБОВИЧ ЖИЛИН (К 75-летию СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

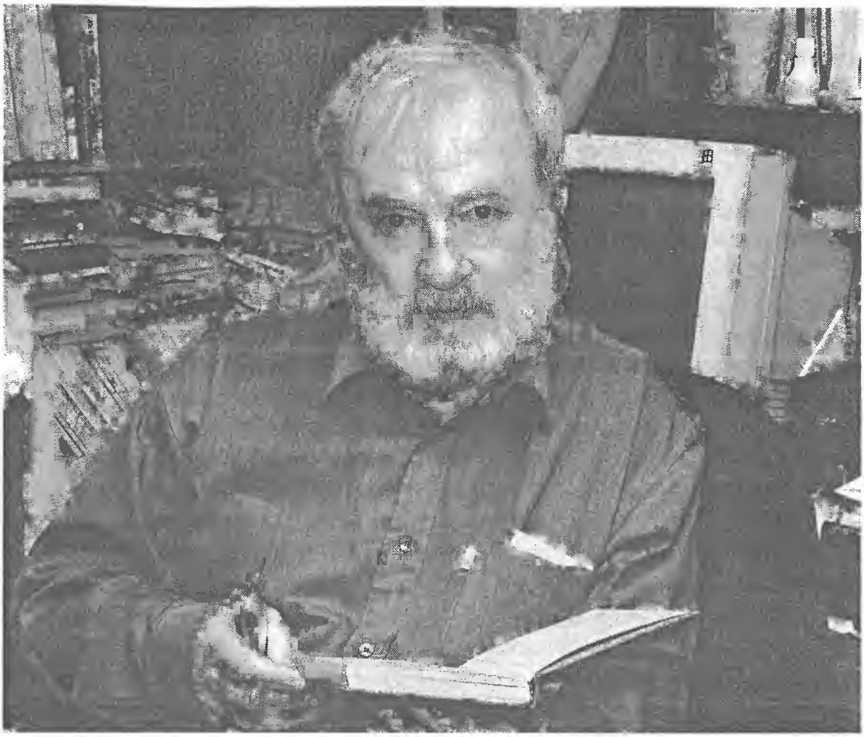
I. G. GABRIELYAN. SERGEY GLEBOVICH ZHILIN (ON HIS 75TH ANNIVERSARY)

Институт ботаники НАН РА
375063 Ереван (Республика Армения)
E-mail: gabrielyanivan@yahoo.com

Поступила 28.03.2007

Сергей Глебович Жилин, крупный палеоботаник, внесший весьма ощутимый вклад в науку, известный также как выдающийся коллектор ископаемых растений и популяризатор ботаники.

С. Г. Жилин родился 11 февраля 1932 г. в Ленинграде. В 1952 г. он поступил на биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета (ЛГУ). Проф. А. Л. Тахтаджян, тогдашний декан биофака, предложил ему зани-



Сергей Глебович Жилин.
В Лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

маться ботаникой. С. Г. очень быстро увлекся палеоботаникой. Но на четвертом курсе биофака заболел (последствия ушиба головы при падении с высокого обрыва во время экспедиции) и уволился из университета. После выздоровления С. Г. не стал сразу восстанавливаться в университете, хотя и имел на это право, но, воспользовавшись медицинским освобождением от армии, решил устроиться на службу во Всесоюзный геологический институт (ВСЕГЕИ), чтобы на практической работе познать необходимые палеоботанику азы геологии. Вскоре ему удалось стать стратиграфом и получить возможности для самостоятельной работы. Он собрал значительную палеоботаническую коллекцию в мелу, палеогене и неогене Казахстана, и с тех пор главным его занятием стало познание «Тургайской палеофлоры» со всеми сопоставлениями ее с флорами других регионов в Северной Евразии.

В Тургайской экспедиции ВСЕГЕИ сложилась группа стратиграфов (во главе с В. А. Броневым), успешно решавшая вопросы стратиграфии неморских третичных образований в Центральном и Западном Казахстане. С. Г. Жилин был в ней инициатором палеоботанических работ. Однако Приаральская партия была расформирована С. Г. был переведен в Комплексную геологосъемочную поисковую экспедицию (КПСПЭ, Ташкент) Совета министров Узбекистана на должность инженера-палеонтолога (1964 г.). В январе 1965 г. С. Г. поступил в аспирантуру Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, в лабораторию палеоботаники, которой заведовал А. Л. Тахтаджян. Здесь он подготовил кандидатскую диссертацию, защита который состоялась весной 1968 г.

С этой поры и поныне С. Г. Жилин занимается различными аспектами палеоботанической науки. Вначале он продолжал исследование казахстанских меловых и третичных флор (после работ 1958—1963 гг. во ВСЕГЕИ). Он организовал экспедиционные поездки, открывая при этом новые местонахождения и производя в них весьма обширные коллекционные сборы (1965—1996). Для сравнения казахстанских палеофлор с материалами других территорий С. Г. отправлялся в Армению (1974, 1979, 1998), на Украину (1972, 1975, 1976, 1982—1984, 1988), в Европейскую часть России (1976, 1982—1985, 1988, 2003), на Южный Урал (1971), в Абхазию (1984, 1985, 1988), в Западную Сибирь (1995, 1996), Амурскую область (2000), а также в Восточный Китай (1998—2003). В Гербарии БИН им изучались современные растения.

В 1969 г. А. Л. Тахтаджян пригласил С. Г. участвовать в редакционной и исследовательской работе по теме «Ископаемые цветковые растения СССР» (в томах первом и втором, 1974 и 1982 гг., Жилин был заместителем главного редактора). Вскоре Тахтаджян назначил Жилина редактором 4-го тома «Жизни растений» (который вышел в свет в 1978 г.), посвященного высшим споровым и голосеменным растениям. С. Г. согласился также подготовить многочисленные статьи по морфологии и систематике растений для «Советского энциклопедического словаря» (1980 и др. издания). С. Г. провел большую работу по выискиванию, выявлению родовых названий ископаемых растений, опубликованных в русских провинциальных изданиях. Более 200, главным образом палеозойских и мезозойских, родовых названий опубликованы им в трехтомном «Index Nominum Genericorum (Plantarum)» (1979).

Во всех своих экспедиционных геологических и специальных палеоботанических поездках Жилин собирал (и до сих пор собирает), кроме обычного гербария, также и образцы листьев растений (в природе, в ботанических садах и оранжереях), ради пополнения справочного «карточного» материала (листья, смонтированные на карточках), который обычно имеется в любой палеоботанической группе или лаборатории. Особенно удачно это получалось у него во время уникального полугодового (июнь—ноябрь 1981 г.) путешествия на научно-исследовательском судне «Академик Вернадский» по странам бассейна Индийского океана. 33 ботаника более 5 месяцев бороздили воды Индийского океана, посетив 10 стран: Сейшелы, Кению, Мадагаскар (дважды), Маврикий и др.

Важной работой Жилина стала книга «Третичные флоры Устюрта» (1974), которая подвела первые итоги по изучению так называемой «Тургайской палеофлоры» (важнейшего построения, выдвинутого А. Н. Криштофовичем).

В 1984 г. вышла книга С. Г. «Основные этапы формирования умеренной лесной флоры в олигоцене—раннем миоцене Казахстана». В 1989 г. в Нью-Йорке — «History of Development of the Temperate Forest Flora in Kazakhstan, U.S.S.R. from the Oligocene to the Early Miocene», английская исправленная, расширенная и хорошо иллюстрированная версия. Кроме того, появилось несколько статей (1983, 1984, 1986, 1990, 1994, 1997, 1999, 2001 и др.), в которых С. Г. было рассмотрено и развито палеофлористическое построение А. Н. Криштофовича.

С. Г. значительно изменил концепцию Тургайской палеофлоры, сравнительно с идеей, предложенной в 1928 г. Криштофовичем, и с той формой, какую она приобрела к концу жизни А. Н. Криштофовича (1885—1953).

С. Г. решил исследовать собственно «Тургайскую палеофлору», рассматривая ее в пределах хотя и не одного лишь Тургая (а всего Казахстана и еще Западной Сибири), но все равно гораздо уже, чем Криштофович и его непосредственные последователи. Жилин начал исследование Тургайской палеофлоры со стремления более точно датировать каждую отдельную флорулу. Он начал составлять вертикальную (*диахронную*, по мере течения геологического времени) точно стратифицированную колонку палеофлор. На это ушло несколько лет напряженной работы, уже не только ботанической, скорее геологической, в поиске морской палеофауны и отпечатков листьев в одних и тех же слоях (конкретно, в прибрежно-морских отложениях Устюрта). Работа во ВСЕГЕИ в составе хорошо организованной группы стратиграфов помогла Жилину не только собрать необходимый материал для точного датирования палеофлор, но и стать профессиональным стратиграфом. С. Г. уже более 40 лет является членом палеогеновой комиссии Межведомственного стратиграфического комитета вначале СССР, затем России. Необходимо пояснить, что сама планетарная стратиграфия палеогена и неогена была в 1950—1960-е годы еще не вполне установлена.

С. Г. провел свой первый полевой сезон в Тургае и Северном Приаралье (1958 г.) вместе с И. В. Васильевым и познакомился с его помощью с главнейшими известными меловыми и третичными местонахождениями отпечатков листьев, собирая образцы и описывая обнажения горных пород. Летом 1959 г., работая в Тургайской экспедиции ВСЕГЕИ, С. Г. убедился в значительных колебаниях датировок палеофлор, близких между собой по таксономическому составу. Ему стало ясно (что явствует из его позднейших публикаций, и особенно из его устных рассказов), что какая-либо система в датировании третичных казахстанских палеофлор в тот момент отсутствовала, и что выход — лишь в точной датировке вертикальной серии палеофлор, конкретно, в создании *эталонного разреза точно датированных палеофлор, без пропуска интервала.*

Полевая работа С. Г. начиная с 1960 г. заключалась в конкретном поиске в прибрежно-морских фациях остатков растений и животных, что привело к успеху, хотя на всю работу ушли годы (см. в списке публикаций 1961—1974 гг.).

Первыми точно датированными палеофлорами в Казахстане стали раннеолигоценовые (тогда назывались среднеолигоценовыми). Установление их точной датировки в 1960 г. позволило Жилину начать критическое рассмотрение датировок палеофлор в Приаралье и Тургае. В 1968 г. С. Г. предпринял специальную поездку на берег залива Кумсуат (север Аральского моря, близ Устюрта). Там он собрал раковины морских моллюсков хаттского стратиграфического положения и открыл в этих отложениях отпечатки листьев. Была установлена точно датированная позднеолигоценовая флора.

Изучение точно датированной хаттской флоры дало возможность добиться различения хаттских и аквитанских флор, что прежде было затруднительно из-за очень большой их близости друг другу. Так была создана трехчленная эталонная серия флор, состоящая из рюпельской, хаттской и аквитанской флор (олигоцен и начало раннего миоцена).

Ради выяснения возраста палеофлоры Кушука в Тургае В. А. Броневой и С. Г. Жилин в начале 1960-х годов установили стратиграфическое положение кушукской фауны позвоночных животных (Броневой, Жилин и др., 1967). Была надстроена сверху трехчленная эталонная серия палеофлор. В итоге: рюпель (верхняя часть)—хатт—аквитан—бурдигал. К этой серии в конце 1980-х годов Жилин добавил нижний этаж, нижний рюпель, по положению в разрезе и по чисто палеоботаническим данным (Жилин, 1990, 1991). Все эти *пять уровней флор* (раннерюпельский, позднерюпельский, хаттский, аквитанский и бурдигальский) как раз и составляют Тургайскую палеофлору (Жилин, 1999; Zhilin, 2001). Иными словами, весь олигоцен и ранний миоцен.

На основании этих и более ранних находок и обработки С. Г. собранных им палеоботанических коллекций был создан рабочий подход, названный в работе киевского стратиграфа и палеоботаника Ю. В. Тесленко «методом Жилина» (Zhilin's methods) — имеется в виду *метод эталонных палеофлор* (Ju. Teslenko, 1992). Позднее С. Г. разработал чисто палеоботанический *метод индекс-видов*. Очень скоро выяснилось, что он уже существует в стратиграфии морских отложений под именем «зоны совместного распространения» и широко используется палеозоологами.

После нескольких поездок с разными группами геологов (1985—1987, 1994—1996 гг.) по степям Тургая Устюрта и Северного Приаралья, по Украине и областям Европейской России (1982—1988 гг.), а также по Западной Сибири (1995—1996 гг.) Жилиным была создана периодизация Тургайской палеофлоры. Это *пять уровней палеофлор, или этапов*, с конца эоцена по конец раннего миоцена (бурдигальский век), *созидания* флоры тургайского экологического типа (Жилин, 1999).

Всего С. Г. опубликовал 3 книги (1974, 1984; Zhilin, 1989) и около 15 статей, посвященных истории Тургайской палеофлоры и разным аспектам ее становления и упадка в течение приблизительно 15—20 млн лет. Прослеживание этапов на восток и запад, изучение связей палеофлор (на примере конкретных видов и родов) привело к проявлению процессов возникновения умеренного типа палеофлоры, близкого к современной по родовому составу, происходивших в течение позднего эоцена—раннего миоцена. В Тургае и на соседних территориях весь тургайский флористический комплекс разделен на *пять фаз* развития (Жилин, 1999; Zhilin, 2001), которые фаунистически датированы, что позволяет сопоставить их с палеофлористическими комплексами, установленными В. П. Никитиным (1998) для Западной Сибири и весьма точно стратифицированными. Сопоставление затруднено лишь тем, что В. П. Никитиным все этапы рассмотрены на материале палеокарпологии (ископаемые плоды и семена), а С. Г. Жилиным — на материале палеофиллогнозии (ископаемые листья).

Для формирования концепций *умеренной палеофлоры Северной Евразии* очень важна была поездка С. Г. в Армению в 1998 г. Собирая на железнодорожной станции Дилижан ископаемые растения, С. Г. высказал мнение, что местонахождение «Дилижан-станции», безусловно, стратиграфически расположено значительно ниже «Дилижана-оврага», а по составу флоры это — поздний эоцен (Жилин, Габриелян, 1999). Полное исследование обеих палеофлор (эоценовой и олигоценовой) из Дилижана даст возможность проследить поведение видов близ границы эоцена и олигоцена на севере Армении и приблизиться к решению важнейшей из проблем фитогеографии кайнозоя — процесса формирования северной флоры.

С. Г. с детства интересовала история. Отсюда и его обращение к истории палеоботаники (см. статьи «О палеоботанических школах в России», 1998 и «Ботанические школы академика А. Л. Тахтаджяна», 2000).

Жанр научной биографии не чужд внимания С. Г. Есть у него, например, своеобразные эссе о белорусском академике, геологе Г. И. Горецком, об анатоме растений, проф. А. А. Яценко-Хмелевском. Одна статья посвящена палеоботаническим работам И. Ф. Шмальгаузена (в связи со столетием со дня его смерти), а о научных исследованиях А. Н. Криштофовича С. Г. сделано несколько докладов и написано несколько статей. С. Г. написан ряд работ о своем учителе и научном руководителе академике А. Л. Тахтаджяне (Жилин, 1970, 1976, 1980, 1990, 1998, 2000, и др.; Žilin, 1975; Zhilin, 2002) и одна небольшая книжка, которая стала основой позднейших биографических очерков, под названием «Армен Леонович Тахтаджян» (1982).

К ономастике (раздел языкознания о собственных именах) у С. Г. постоянный и многолетний интерес. Оказалось, что ономастика имеет выход в биологическую научную номенклатуру (см. публикацию, совместную с Суреном Тахтаджяном, филологом-античником, сыном А. Л. Тахтаджяна (1997)). Спустя год эта статья превратилась в предложение к исправлению Международного кодекса ботанической номенклатуры, только добавились два дополнительных соавтора (Zhilin et al., 1998). В 2005 г. С. Г. опубликовал даже историко-филологическую статью «Символическая составляющая русского одномастикона — семинарские фамилии».

Можно упомянуть многолетний интерес С. Г. к изобразительному искусству, прежде всего к живописи, художественной фотографии, киноискусству, поэзии. После защиты кандидатской диссертации С. Г. была подарена кинокамера, и первый же фильм, снятый им, показал, что чувство кадра как бы от рождения присуще ему. Но палеоботаника к тому времени уже прочно поселилась в нем и господствовала.

Давнее увлечение прослеживанием миграции растений в геологическом прошлом привело С. Г. к сотрудничеству с зоологом О. В. Ковалевым по проблеме сопряженной миграции предков Homo sapiens и всей сопровождающей их биоты (1990-е годы).

Значительное время С. Г. уделяет вопросам охраны не только современной флоры, но и свидетельств былой жизни (следов жизни) в геологическом прошлом Земли.

Передача своего опыта следующему поколению всегда была близкой задачей для Сергея Глебовича. Пожелаем юбиляру долгих лет и новых творческих успехов!

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ С. Г. ЖИЛИНА

1961. Остатки *Populus balsamoides* из олигоценовых отложений чинка Науша (Тургайский прогиб) // Матер. Всес. геолог. ин-та (ВСЕГЕИ). Т. 43. С. 53—59.

Результаты литолого-стратиграфических работ за 1960 г. // Информационный сборник ВСЕГЕИ [Всесоюзный геологический институт]. Т. 49. С. 72. (Совместно с В. А. Броневым).

1963. Новые данные по стратиграфии «континентального» олигоцена Северного Приаралья / Матер. годичной секции ученого совета по результатам работ 1960 г. (Аннотации докладов) // Тр. Всес. геолог. ин-та (ВСЕГЕИ). Т. 92. С. 19—22. (Совместно с В. А. Броневым).

Новые данные по стратиграфии палеогеновых отложений Северного Приаралья // Докл. АН СССР. Т. 152. Т 6. С. 1412—1415. (Совместно с В. А. Броневым и О. Н. Жежель).

1966. Новый вид рода *Carya* из позднего олигоцена Устюрта // Палеонтолог. журн. № 4. С. 104—108.

1967. Новый вид рода *Cocculus* в позднем олигоцене западного Приаралья // Бот. журн. Т. 52. № 2. С. 256—258.

Ulmaceae и *Simaroubaceae* позднеолигоценовой флоры Киньяка (северо-западная Каракалпакия) // Бот. журн. Т. 52. № 4. С. 481—488.

Олигоценовые отложения северного берега залива Перовского (Аральское море) // Тр. Всес. геолог. ин-та (ВСЕГЕИ). Т. 123. С. 74—100. (Совместно с В. А. Броневым).

Аральская свита и проблема границы между палеогеном и неогеном в Западном Казахстане // Советская геология. № 3. С. 23—33. (Совместно с В. А. Броневым, Л. Г. Кирюхиным, Р. Л. Мерклиным).

1968. On the legitimite name of the first of described Tertiary species of genus *Comptonia* (*Myricaceae*) // Taxon. Vol. 17. N 5. P. 557—558. (With Ig. V. Vassiljev).

Олигоценовая флора Устюрта: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 24 с.

1969. Ихнофитология — одна из отраслей палеоботаники (к вопросу о палеоботанической терминологии) // Тр. Всес. геолог. ин-та (ВСЕГЕИ). Т. 130. С. 179—180.

1970. Список опубликованных работ А. Л. Тахтаджяна // Бот. журн. Т. 55. № 12. С. 1851—1856.

1971. Корреляция разнофациальных олигоценовых отложений Западного Казахстана // Тр. Всес. геолог. ин-та (ВСЕГЕИ). Т. 169. С. 234—245. (Совместно с В. А. Броневым, Н. Н. Брызжеевой, О. Н. Жежель).

1972. О типификации *Liquidambar europaea* A. Br. // Бот. журн. Т. 57. № 2. С. 251—252.

1974. Первый третичный вид рода *Aponogeton* (*Aponogetonaceae*) // Бот. журн. Т. 59. № 8. С. 1203—1206.

Третичные флоры Устюрта. Л.: Наука. 200 с.

Палеоботаника // Большая Советская Энциклопедия. Третье изд. М. Т. 19. С. 97—98. (Совместно с Н. С. Снигиревской).

Уникальное местонахождение *Nelumbo* Adans. в аквитанских отложениях Западного Казахстана // Бот. журн. Т. 59. № 6. С. 858—863. (Совместно с Н. С. Снигиревской).

Schisandraceae // А. Л. Тахтаджян (ред.). Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука. Т. 1. С. 89. *Eucommia* Oliv. I. Виды, установленные по листьям и отпечаткам плодов // Там же. С. 153—154.

Tinospora Miers // Там же. С. 90. *Cocculus kinjakensis* Zhil. Там же. С. 90. Примечание к роду *Cocculus* // Там же. С. 94—95. *Menispermum* L. // Там же. С. 95. *Menispermites* Lesq. // Там же. С. 97—102. *Nelumbites* Berry // Там же. С. 102—104. Балтийские янтари // Там же. С. 157.

1975. Development of the temperature flora of Western Asia (WA) from Latest Cretaceous to Miocene // XII Int. Bot. Congr. July 3—10. Abstracts. Leningrad. [Vol.] I. P. 125.

Tahtadžjan Armen // Scientiati y technologi contemporanei. Milano. Vol. 3. P. 45—46, portr.

1976. Тахтаджян Армен Леонович // Большая Советская Энциклопедия. Третье изд. М. Т. 25. С. 305, портр.

Rehabilitation of the genus *Ptilophyton* J. W. Dawson, 1878 // Taxon. Vol. 25. N 5/6. P. 577—579. (With A. L. Takhtajan).

Recent Soviet Publications // IOP [International Organization of Palaebotany] Newsletter 3. P. 6.

1978. Класс гиениопсиды — *Hyeniopsida* // И. В. Грушвицкий и С. Г. Жилин (ред.). Жизнь растений. В шести томах. Т. 4. М.: Просвещение. С. 132—133. Там же.

Семейство араукариевые (*Araucariaceae*) // Там же. С. 335—350. (Совместно с О. А. Муравьевой и В. С. Борхвардт).

1979. *Abacodendron* G. P. Radčenko, *Abakaniella* V. A. Hahlov ... [и еще 50 родов] // E. R. Farr, J. A. Leussink and F. A. Stafleu (eds) Index Nominum Genericorum (Plantarum). Regnum Vegetabile. Bonn; Utrecht. Vol. I. Pp 1, 6, 31, 46, 76, 82, 86—87, 94, 104, 119, 122, 125, 142, 166, 180, 184, 191, 193, 220—221, 250, 260, 262, 283, 294, 307, 325, 333, 337—338, 410—411, 421, 490, 492, 513, 523, 545, 590, 597, 623. [Номенклатурные справки о первоописании каждого рода с указанием голотипа, местонахождения и геологического возраста].

Equisetinostachys E. S. Rasskazova, *Eremiodendron* V. A. Hahlov ... [и еще 59 родов] // E. R. Farr, J. A. Leussink and F. A. Stafleu (eds) Index Nominum Genericorum (Plantarum). Regnum Vegetabile. Bonn; Utrecht. Vol. II. Pp. 631—632, 656, 659, 662, 672, 730, 735, 754, 782, 788—789, 866—867, 869, 886, 890, 899, 902—904, 906, 909, 915—917, 919, 922, 934, 952, 956, 981—982, 1014, 1021, 1028, 1032, 1039, 1041, 1046, 1050, 1098, 1121, 1160, 1170, 1172, 1175, 1177, 1179, 1187, 1191, 1242, 1246, 1258, 1262—1263. [Номенклатурные справки о первоописании каждого рода с указанием голотипа, местонахождения и геологического возраста].

Phylladoderma M. D. Zalesskij, *Piceostrobus* I. V. Palibin ... [и еще 83 рода] // E. R. Farr, J. A. Leussink and F. A. Stafleu (eds) Index Nominum Genericorum (Plantarum). Regnum Vegetabile. Bonn; Utrecht. Vol. III. Pp. 1326, 1338, 1350, 1358, 1370, 1401, 1407, 1412, 1416, 1419, 1420—1423, 1427, 1430, 1436, 1439, 1445, 1461, 1476, 1477—1478, 1505, 1520, 1529, 1545—1546, 1549, 1553, 1558, 1580, 1603—1604, 1611—1612, 1627, 1629, 1633, 1641, 1660, 1664, 1677, 1703, 1720—1721, 1726, 1734, 1744, 1752, 1764, 1768, 1771, 1801, 1807, 1813—1816, 1819, 1823, 1826, 1830—1831, 1838, 1884—1886. [Номенклатурные справки о первоописании каждого рода с указанием голотипа, местонахождения и геологического возраста].

1980. Заметки по систематике ископаемых растений. *Myricaceae* // С. Г. Жилин (ред.). Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука. 1980. С. 9—20.

Порядок эвкоммиевые (*Eucommiales*) // А. Л. Тахтаджян (ред.). Жизнь растений в шести томах. Т. 5. Ч. 1. М.: Просвещение. С. 254—259. Там же. Порядок казуариновые (*Casuarinales*) // Там же. С. 290—293. Порядок мириковые (*Myricales*) // Там же. С. 326—329. Порядок ореховые (*Juglandales*) // Там же. С. 329—342.

Раннепалеогеновый западноказахстанский вид рода *Comptonia*—*Comptonia carakulensis* (V. Baran.) Zhil. (*Myricaceae*) // Бот. журн. Т. 65. № 5. С. 647—650.

Советский Энциклопедический Словарь. [Около 300 мелких статей по ботанике]. М. [Издания повторялись — второе, третье и четвертое — в 1983, 1986 и 1989 гг.].

1981. Порядок сапиндовые (*Sapindales*) // А. Л. Тахтаджян (ред.). Жизнь растений в шести томах. Т. 5. Ч. 2. М.: Просвещение. С. 258—270.

1982. Краткий очерк научной, педагогической и научно-организационной деятельности [Армена Леоновича Тахтаджяна] // Армен Леонович Тахтаджян. Матер. к биобиблиографии ученых СССР. Вып. 11. М.: Наука. С. 8—32.

Таксоны, названные в честь А. Л. Тахтаджяна // Армен Леонович Тахтаджян. Матер. к биобиблиографии ученых СССР. Вып. 11. М.: Наука. С. 38.

Литература о жизни и трудах А. Л. Тахтаджяна // Армен Леонович Тахтаджян. Материалы к биобиблиографии ученых СССР. Вып. 11. М.: Наука. С. 33—37. (Совместно с Р. И. Кузьменко).

Хронологический указатель трудов // Армен Леонович Тахтаджян. Материалы к биобиблиографии ученых СССР. Вып. 11. М.: Наука. С. 39—58. (Совместно с Р. И. Кузьменко).

Предисловие // А. Л. Тахтаджян (ред.). Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука. Т. 2. С. 5. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

Preface // A. L. Takhtajan (ed.). Fossil Flowering Plants of the USSR. Leningrad. Vol. 2. P. 6. (With A. L. Takhtajan).

Ulmoxylon Kaiser nom. cons. propon. // Там же. С. 16. (Совместно с И. А. Шилкиной).

Quercinium Ung. nom. cons. propon. // Там же. С. 114. (Совместно с И. А. Шилкиной).

Carpinus oxiana Zhil. sp. nov. // Там же. С. 164—165.

Алтын-Шокысы, возвышенность // Там же. С. 183.

Список местонахождений меловых и третичных цветковых растений // Там же. Т. 2. С. 182—192. (С. Г. Жилин и другие авторы тома).

Тимские самороды // «Слово хлебороба», газета — пос. Тим Курской области, 26 сентября 1982 г. № 130 (6385). С. 4.

1983. О содержании понятия «полтавская флора» // Тез. докл. VII делегат. съезда Всес. бот. о-ва. Донецк, 11—14 мая 1983 г. Л.: Наука. С. 59.

1984. Об объеме понятия «тургайская флора» // Ежегодник Всес. палеонтолог. о-ва. Т. 27. С. 270—283.

Основные этапы формирования умеренной лесной флоры в олигоцене—раннем миоцене Казахстана // Комаровские чтения. Т. 33. Л.: Наука. 112 с.

Новые данные о позднеолигоценовой флоре возвышенности Алтын-Шокысы (Северное Приаралье) // Бот. журн. Т. 69. № 12. С. 1603—1611. (Совместно с А. Г. Андреевым).

1985. Эталонные палеофлоры и их роль в расчленении и корреляции континентальных отложений // Тез. докл. 31 сессии Всес. палеонтолог. о-ва (28 января—1 февраля 1985 г.). Л. С. 23—24.

1986. Предисловие // А. Л. Тахтаджян (ред.). Проблемы палеоботаники. Л.: Наука. С. 3—4.

Смена экологических типов флоры на Украине и юге Среднерусской возвышенности в конце палеогена—начале неогена // Там же. С. 72—84.

Burussiella V. A. Hahlov, *Ievlevia* V. A. Samylina, *Sugoia* V. A. Samylina // E. R. Farr, J. A. Leussink, G. Zijlstra (ed.) Index Nominum Genericorum. Supplementum I. Utrecht. P. 20, 59, 114.

Comptonia dryandrifolia (*Myricaceae*) в эоцене юга Среднерусской возвышенности // Бот. журн. Т. 71. № 2. Там же. 148—153. (Совместно с С. В. Викулиным).

1988. Особенности смены флоры в Казахстане в конце палеогена—начале неогена // Актуальные вопросы ботаники в СССР / Тез. VIII делегатского съезда Всес. бот. о-ва. Алма-Ата. С. 91.

1989. Предисловие // А. Л. Тахтаджян (ред.). Вопросы палеофлористики и стратиграфии. Л.: Наука. С. 3—4.

Палеофлористика в исследованиях А. Н. Криштофовича // Там же. С. 8—13.

О методах стратиграфической палеофлористики // Там же. С. 40—44.

History of Development of the Temperature Forest Flora in Kazakhstan, U.S.S.R. from the Oligocene to the Early Miocene // Bot. Rev. 1989. Vol. 55. N 4. P. 205—330.

1990. О некоторых проблемах палеофлористики (гомотаксис и синхронизм) // Бот. журн. Т. 75. № 7. С. 905—914.

Таксоны, названные в честь академика А. Л. Тахтаджяна // Бот. журн. Т. 75. № 7. С. 1035—1037.

Опубликованные работы А. Л. Тахтаджяна начиная с 1982 г. // Бот. журн. Т. 75. № 7. С. 1033—1034. (Совместно с Н. С. Снигиревской).

1991. Предисловие // С. Г. Жилин (ред.). Формирование эоценово-миоценовой флоры Казахстана и Русской равнины // Криштофовические чтения. Вып. 2. Л. С. 7—8.

А. Н. Криштофович о смене флор в Евразии в третичное время // Там же. С. 9—14.

Методические проблемы палеофлористики (на примере казахстанских палеогеновых и неогеновых флор) // Там же. С. 57—88.

О методах корреляции морских и неморских отложений по палеофлористическим данным (отпечатки листьев наземных растений) // Палеонтология и корреляция разнопровинциальных и полифациальных отложений / Тез. докл. 38 сессии Всесоюз. палеонтолог. о-ва 28 января—1 февраля 1992 г. Новосибирск, 1991. С. 49—50.

Таксоны, названные в честь академика А. Л. Тахтаджяна // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Вып. 13. Ереван. С. 12.

Академику А. Л. Тахтаджяну — 80 лет // Там же. С. 5—11. (Совместно с Э. Ц. Габриэлян).

Опубликованные работы А. Л. Тахтаджяна начиная с 1982 г. // Там же. С. 12—15. (Совместно с Н. С. Снигиревской).

1992. [Рец.]. Aljos Farjon. *Pinaceae*: drawing and descriptions of the genera *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix*, *Picea* // Regnum vegetabile. Vol. 121. 1990 // Бот. журн. Т. 77. N 12. С. 145—146. (Совместно с С. В. Викулиным, О. Н. Арбузовой).

1993. Palaeoclimatic reconstruction based on Tertiary plant remains // J. M. Clark and M. C. Boulter (eds). Arcto-Tertiary 93: Workshop Abstracts. London. P. 43.

Tertiary Leaf Impressions from Kazakhstan and European Russia // J. M. Clark and M. C. Boulter (eds). Arcto-Tertiary 93: Workshop Abstracts. London. P. 49.

Соотношение идей эволюционизма и катастрофизма в современной палеонтологии // Теоретические проблемы палеонтологии и естествознания / Тез. докл. 39 сессии Палеонтол. о-ва (25—29 января 1993 г.). СПб. С. 31—32. (Совместно с А. И. Коробковым).

Structurally Preserved Cells and Organelles in the Leaves of *Eucommia palaeoulmoides* Baik. from the Lower Miocene (Northern Kazakhstan) // J. M. Clark and M. C. Boulter (eds). Arcto-Tertiary 93: Workshop Abstracts. London. P. 47 (With O. V. Yakovleva).

Phylogenetic and systematic significance of taxodiaceous anatomically preserved seeds from the Cretaceous to the Palaeogene of FSU [=Former Soviet Union] // XV International Botanical Congress. Workshop International Task Force on Mesozoic Coniferous Woods (September 3, 1993) Abstr. P. 4. (With S. V. Vickulin, S. I. Frumina, I. A. Kortschagina).

Evolutionary and stratigraphic significance of the taxodiaceous transitional taxa from the Cretaceous to the Paleocene floras of FSU [Former Soviet Unon] // Там же. P. 4. (With S. V. Vickulin).

Scanning electron microscope study of stomata-complex configuration in *Cupressaceae* and its implications to transitional species from Cretaceous to Tertiary // Там же. P. 5. (With S. V. Vickulin).

[Рец.]. L. Hably, M. Szakaly. The Catalogue of leaf-fossil types preserved in Hungary. Budapest, 1989 // Бот. журн. Т. 78. N 5. С. 128—130.

[Рец.]. Vascular Plants Families and Genera ... Compuled by R. Brummitt. Kew, 1992 // Бот. журн. Т. 78. N 5. С. 140—144.

1994. О сохранности анатомической и ультратонкой структур и фитолейме листа *Eucommia palaeoulmoides* (*Eucommiaceae*) из миоцена Казахстана // Бот. журн. Т. 79. № 10. С. 1—8. (Совместно с О. В. Яковлевой).

Палеофлоры и местонахождения ископаемых остатков растений // А. Л. Тахтаджян (ред.). Местонахождения ископаемых растений, нуждающиеся в охране / Тр. БИН РАН. Вып. 12. С. 9—13. Вяз. Верхний квартер // Там же. С. 24. Кодор. Нижний плиоцен. Примечание // Там же. Годердзи. Верхний миоцен. Примечание // Там же. С. 29. Мамонтова Гора. Средний миоцен. Примечание // Там же. С. 32. Чингистай. Средний—нижний миоцен. Примечание // Там же. С. 33. Алтын-Шокысу. Нижний миоцен // Там же. С. 34—35. (Совместно с А. Г. Андреевым и Н. С. Снигиревской). Кутанбулак. Нижний миоцен // Там же. С. 35. Чиликтысор-II, III, IV. Нижний миоцен // Там же. С. 35—36. Кинтыкче. Нижний миоцен // Там же. С. 36. Киньяк. Нижний миоцен // Там же. Вып. 12. С. 36. Алтын-Шокысу. Верхний олигоцен // Там же. С. 37. (Совместно с А. Г. Андреевым и Н. С. Снигиревской). Кумсуат. Верхний олигоцен // Там же. С. 39. Чиликтысор-I. Верхний олигоцен // Там же. С. 39—40. Жамин-Каинды-I. Нижний олигоцен // Там же. С. 40. Тим. Верхний эоцен // Там же. С. 42. (Совместно с Ю. И. Иосифовой и С. В. Викулиным). Тим. Верхний эоцен. Примечание // Там же. С. 42. Романколь. Верхний палеоцен. Примечание // Там же. С. 44.

The fossil flora of the Northern Cis-Aralian Region // Oligocene—Miocene boundary in Kazakhstan. Aktyubinsk; Moscow. P. 60—67. (With A. G. Andrejev).

1995. Вклад И. Ф. Шмальгаузена в меловую и третичную палеоботанику // Бот. журн. Т. 80. № 1. С. 76—81.

Ихтинофитология // В. П. Макридин и И. С. Барсков (ред.). Палеонтология и палеоэкология: Словарь-справочник. М. С. 146.

Вольтциевые, Глейхениевые, Диксониевые, Матониевые, Неггератиевые, Осмундовые, Протопитиевые // В. П. Макридин и И. С. Барсков (ред.). Палеонтология и палеоэкология: Словарь-справочник. М. С. 72, 92, 114, 196, 226, 247—248, 302 [этимология терминов].

О некоторых насущных проблемах номенклатуры растений // Бот. журн. Т. 80. № 12. С. 78—86.

Предисловие к воспоминаниям Андрея Алексеевича Яценко-Хмелевского // Бот. журн. Т. 80. № 11. С. 109—110.

Проявление биоразнообразия в форме быстрых изменений границ фитохорионов // Совещание «Факторы таксономического и биохорологического разнообразия». Программа и тезисы докладов. СПб. С. 31.

Дорофеев Павел Иванович. 1911—1985. Новопокровский Иван Васильевич. 1880—1951. [и ряд других биографий] // Репрессированные геологи: биографические материалы. Изд. второе, испр. и доп. М.; СПб. С. 65, 127 и др. [Изд. третье. М.; СПб. 1999].

Таксоны, названные в честь И. Ф. Шмальгаузена // Бот. журн. Т. 80. № 1. С. 123—127. (Совместно с С. С. Иконниковым).

Палеоэкологическое значение ультраструктуры исследований кутикулы позднемелового травянистого растения из Казахстана // Эволюция экосистем / Международ. симпозиум. Москва, 26—30 сентября 1995 г. М. С. 133. (Совместно с О. В. Яковлевой и С. В. Викулиным).

Palaeoecological implication of ultrastructural studies on Cretaceous compressions of herbaceous plant from Kazakhstan // Ecosystem Evolution International Symposium. Abstracts. Moscow, 26—30 September 1995. Moscow. P. 98. (With O. V. Yakovleva and S. V. Viculin).

Early Oligocene seagrass zosteroid leaves from the western part of the Russuan Plain // Бот. журн. Т. 80. N 1. С. 3—10. (With S. V. Vickulin, O. V. Yakovleva, R. C. Phillips).

Lignitized endocarps and their impression of *Nyssa sibirica* from the Lower Miocene of Northern Kazakhstan // Paleontol. Journ. [A translation of Палеонтологический журнал]. Vol. 29. N 1A. P. 130—136. (With O. N. Arbuzova).

Cell ultrastructure in the leaf of Miocene *Eucommia* with preserved gutta-percha threads (Northern Kazakhstan) // Paleontol. Journ. [A translation of Палеонтологический журнал]. Vol. 29. N 1A. P. 159—171. (With O. V. Yakovleva).

Leaf whorls of *Cupressaceae* from the Maastrichtian of Central Kazakhstan // Paleontol. Journ. [A translation of Палеонтологический журнал]. 1995. Vol. 29. N. 1A. P. 185—193. (With S. V. Vikulin and Ya. Yu. Potapova).

Alapaja (*Taxodiaceae*) seeds from the Cenomanian—Turonian of Northern Kazakhstan // Paleontol. Journ. [A translation of Палеонтологический журнал]. Vol. 29. N 1A. P. 194—202. (With S. I. Frumina and I. A. Korchagina).

1996. Возобновление работы Номенклатурной секции Русского ботанического общества // Бот. журн. Т. 81. № 11. С. 129—130.

Заседание Номенклатурной секции Русского ботанического общества // Бот. журн. № 1(6). С. 1.

Changes in floristic composition on the Oligocene—Miocene boundary in Kazakhstan // Fifth Quadrennial Conference of the International Organization of Palaeobotany. Santa Barbara, USA. P. 118.

Новая находка изолированных побегов *Glyptostrobus* (*Taxodiaceae*) в болаттамских слоях Тургая (Казахстан) // Чтения памяти Всеволода Андреевича Вахрамеева. 13—14 ноября 1996 г. М.: ГЕОС. С. 25. (Совместно с С. В. Викулиным).

Строение наружной клеточной стенки вымерших растений как показатель определенных экологических условий // Палеонтология на рубеже столетий (к 80-летию Палеонтологического общества). Тез. докл. 42 сессии палеонтолог. о-ва (29 января—2 февраля 1996 г.). СПб. С. 16—17. (Совместно с С. В. Викулиным, О. В. Яковлевой).

Электронно-микроскопическое исследование пыльцевых зерен *Kuprianipollis* из сеноман-туронских отложений карьеров Соколовка и Сарбай (Северный Казахстан) // Палинология в биостратиграфии, палеоэкологии и палеогеографии / Тез. докл. 8 Всерос. палинолог. конф. М. С. 137—138. (Совместно с В. Ф. Тарасевич).

Почему палеогеновая «морская трава» *Zostera kiewiensis* (37 млн лет) сохранила ультраструктуру клеточной стенки, характерную для наземных ксерофитов? // Всерос. симпоз. «Загадочные организмы в эволюции и филогении» / Тез. докл., 22 ноября 1996. М. С. 22—23. (Совместно с С. В. Викулиным и О. А. Яковлевой).

Xeromorphic features of the leaves of «sea grass» *Zosteria kiewiensis* Schmalh. (Early Oligocene, The Ukraine) // Paleontol. Journ. [A translation of Палеонтологический журнал]. Vol. 29 (1995). N 2A. P. 148—158. (With S. V. Vickulin and O. V. Yakovleva).

A branch of *Sequoiadendron* with cones and leaves from the Cenomanian—Turonian of Kachar Quarry in the Northern Kazakhstan // Fifth Quadrennial Conference of the International Organization of Palaeobotany. Santa Barbara, USA. P. 31 (Совместно с I. G. Gabrielyan).

1997. К истории представлений о тургайской флоре // Топорковские чтения. Рудный. Вып. III. С. 209—215, 272—273.

О некоторых номенклатурных погрешностях в палеокарпологии // Бот. журн. Т. 82. № 12. С. 21—29. (Совместно с О. Н. Арбузовой).

Биота раннего миоцена (бурдигала) на Тургайском плато (флора и фауна Кушука, Центральный Казахстан) // Топорковские чтения. Вып. III. С. 228—235, 274. (Совместно с Г. Бендукидзе).

Структурно сохранившиеся олиственные побеги *Glyptostrobus* (*Taxodiaceae*) из кайдагульской свиты Тургая (Центральный Казахстан) // Там же. С. 217—219, 273. (Совместно с С. В. Викулиным).

Озеро Круглое существует уже не менее 25 млн лет? // Там же. С. 238—243, 274—275. (Совместно с В. Н. Воиновым).

Новые находки остатков позднемеловых растений в карьере Качар (Северный Казахстан) // Там же. С. 200—202, 272. (Совместно с И. Г. Габриеляном).

Об аквитанской флоре Ержилансая (Центральный Казахстан) // Там же. С. 220—228, 273. (Совместно с И. Г. Габриеляном и С. А. Нигматовой).

О находке богатого палеокарпологического комплекса на уровне сеноманатурона в Сарбайском карьере (Северный Казахстан) // Там же. С. 229—235, 271—272. (Совместно с И. А. Корчагиной, Я. Ю. Потаповой, В. Ф. Тарасевич, Э. М. Фриис, С. И. Фруминой).

Палеонтологические и стратиграфические исследования в Южном Тургае, их прошлое и будущее // Там же. С. 228—235, 274. (Совместно с Б. К. Култасовой).

Коллекционирование ископаемых растений в аридных районах (сборы фитофоссилий, доступных для анатомического исследования) // Гербарный пресс / Информационный бюллетень. № 2. С. 12—13. (Совместно с И. Г. Габриеляном).

О сохранности анатомических структур позднемеловой (маастрихтской) хвои *Pinus* из Нижнего Ашута (Центральный Казахстан) // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений 2—6 июня 1997 г. СПб. С. 57—58. (Совместно с Я. Ю. Потаповой).

О правописании женских эпонимов в научной номенклатуре растений // Бот. журн. Т. 82. № 2. С. 68—73. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

Сравнение анатомического строения листьев третичного и современного видов *Eucommia* (*Eucommiaceae*) // Тр. Межд. конф. по анатомии и морфологии растений 2—6 июня 1997 г. СПб. С. 58—59. (Совместно с О. И. Яковлевой).

The Evolution of Hominidae // IOP Newsletter 62, December 1997. P. 6—7. (With O. V. Kovalev).

INQUA XV International Congress 3—11 August 1999 // Plant Science Bull., Winter 1997. Vol. 43. N 4. Cover Page. (With O. V. Kovalev).

1998. О палеоботанических школах в России // Академические научные школы Санкт-Петербурга / К 275-летию Академии наук. СПб. С. 65—89.

Rosaceae из родства *Chamaebatia—Chamaebatiaria* в эоцене и миоцене Центральной Азии и Северной Америки // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков / Тез. докл., представленных II(X) съезду Русск. бот. о-ва (26—29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб. Т. 2. С. 233—234.

Волнообразный характер проявления тургайского флористического элемента в Казахстане с позднего мела по неоген // Биостратиграфия и эколого-биосферные аспекты палеонтологии / Тез. докл. 44 сессии палеонтолог. о-ва, 26—29 января 1998 г. СПб. С. 38—40.

Cretaceous carpology // Documenta naturae. München. Sonderband 10. S. 4—5.

The Fate of West Siberian palaeocarpological collections // L. Stuchlik (ed.). Botanical Collections throughout the World / Proc. Second Intern. Conf. Preservation of Bot. Coll. Kraków. P. 115—116.

Сокрестие научных дисциплин: рождение новой идеи о предках Homo sapiens и миграции среды их обитания // Академические научные школы Санкт-Петербурга / К 275-летию Академии наук. СПб. С. 130—141. (Совместно с Е. А. Ивановой).

Позднемиоценовая миграция аридных экосистем из Азии в Африку и формирование биоты ранних *Hominidae* // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков / Тез. докл., представленных II(X) съезду Русск. бот. о-ва (26—29 мая 1998 г. Санкт-Петербург). СПб. Т. 2. С. 234—235. (Совместно с О. В. Ковалевым).

Фотосинтетические пигменты как критерий классификации фотосинтетиков. Особое место цианобактерий в этой классификации // Там же. С. 203—204. (Совместно с А. Ф. Топуновым, Ф. Н. Розовым, О. В. Ковалевым).

On monosulcate and bisulcate pollen grains from the Albain—Turonian in Kazakhstan // The Fifth European Palaeobotanical-Palynogical Conference, June 26—30, 1998. Cracow, Poland. Abstracts. Cracow. P. 174. (With V. F. Tarasevich).

Two proposals to amend Article 60, relating to the orthography of epithets formed feminine Slavonic surnames // Taxon. Vol. 47. N 1. P. 193—195. (With Ch. Jeffrey, A. V. Hvalj, S. A. Takhtajan).

1999. Месяц палеоботанических работ в Китае // Бот. журн. Т. 84. № 12. С. 147—150.

О происхождении северной умеренной флоры // Петербургская Академия наук в истории академий мира / Матер. междунар. конф. С.-Петербург, 28 июня—4 июля 1999. СПб. Т. 1. С. 275—282.

Структура тургайской флоры в олигоцене и миоцене Казахстана // Топорковские чтения. Рудный. Вып. IV. С. 458—466.

О находке эоценовой дилижанской флоры в Северной Армении // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Вып. 12. С. 54—55. (Совместно с И. Г. Габриеляном).

Палеоботанические и палеогидрологические данные об изменениях среды в озере Круглом (Камышнинский район Кустанайской области) в течение раннего миоцена (аквитана) // Топорковские чтения. Рудный. Вып. IV. С. 466—471. (Совместно с Н. И. Самсоновым).

Radiation of Turgayan floristic Element in the Holarctic (Latest Cretaceous and Tertiary) // XVI International Botanical Congress. St. Louis, USA. August 1—7, 1999. Abstracts. P. 452.

On monosulcate and bisulcate pollen grains from the Albian—Turonian in Kazakhstan // Acta Palaeobot., Suppl. 2. P. 211—217. (Proceedings of the Fifth European Palaeobotanical and Palynological Conference, Krakow 1998). (With V. F. Tarasevich).

2000. Ботанические школы академика А. Л. Тахтаджяна // Бот. журн. Т. 85. № 7. С. 3—21.

Список работ А. Л. Тахтаджяна, опубликованных с 1991 г. // Там же. С. 189—190.

Мифы и легенды [об академике Г. И. Горецком] // Р. Г. Гарэцкі (ред.). Акадэмік Гаурыла Гарэцкі. Мінск. С. 119—123.

Links in the family *Rosaceae* between the floras of North America and Central Asia during the Eocene—Miocene // The Sixth Conference of International Organization of Palaeobotany. Abstract. July 31—August 3, 2000. Qinhuangdao of Hebei, China. P. 156—157.

On general changes of diatom flora and palaeohydrological features of Krugloe Lake (North Kazakhstan) during Early Miocene (Aquitanian) // The Sixth Conference of International Organization of Palaeobotany. Abstract. July 31—August 3, 2000. Qinhuangdao of Hebei, China. P. 107—108. (With N. I. Samsonov).

Электронно-микроскопическое исследование пыльцевых зерен *Kuprianipollis* (*Juglandanae*) из сеномана-турона Северного Казахстана // Бот. журн. Т. 85. № 12. С. 29—39. (Совместно с В. Ф. Тарасевич).

On collecting fossil plants in arid regions // Chinese Bull. Bot. Vol. 17. Special Issue. P. 145—146. (With I. G. Gabrielyan).

Nyssidium jiayinense sp. nov. (*Cercidiphyllaceae*) of the Early Tertiary from NE China // Bot. Journ. Linnean. Soc. Vol. 134. P. 471—484. (With Guang-Ping Feng, Cheng-Sen Li, Yu-Fei Wang, I. G. Gabrielyan).

2001. Происхождение северной умеренной флоры — проблема, все более уходящая в глубь геологического времени // Тез. IV Чтений памяти А. Н. Криштофовича / Палеоботаника на рубеже веков: итоги и перспективы. Санкт-Петербург, 2—3 февраля 2001 г. СПб. С. 22—24.

Occurrence of fossil chlorophyll in anatomically preserved zosteroid seagrass leaves in the Mezhigorskaya Formation (Upper Eocene / Early Oligocene), western part of the Russian Plain // Тез. IV Чтений памяти А. Н. Криштофовича / Палеоботаника на рубеже веков: итоги и перспективы. Санкт-Петербург, 2—3 февраля 2001 г. СПб. С. 54—57. (With S. V. Vickulin, A. F. Topunov, R. C. Philips, O. V. Yakovleva, S. E. Sadogurskiy).

Исследование ископаемых растений из охраняемых местонахождений как необходимая часть процесса охраны // Топорковские чтения. Рудный. Вып. V. С. 243—246. (Совместно с И. Г. Габриеляном).

Некоторые аспекты охраны местонахождений ископаемых растений // Вестник СПбГУ. Сер. 7, 2001. Вып. 2. (№ 15). С. 108—110. (Совместно с С. М. Снигиревским и Н. С. Снигиревской).

2002. Четвертые Криштофовические чтения, Санкт-Петербург, февраль 2001 // Бот. журн. Т. 87. № 1. С. 147—152.

On the status of the genus *Menispermites* Lesq. (*Menispermaceae*) // Сборник памяти В. А. Вахрамеева. М.: ГЕОС. С. 179—180.

Structure of the Turgavan flora in the Oligocene and Miocene and its palaeoclimatic features // Acta Palaeobot. 2001, vol. 41. N 2. Krakow. P. 141—146.

Szkoly botaniczne Armena Leonowicza Tachtadzjana (w dziewiecdziesieciolecie urodzin) // Wiadomosci Botan. Vol. 46. N 1/2. P. 7—17.

Мезозойские растения на территории полигона Крымской учебно-научной базы СПбГУ // Геология Крыма / Уч. зап. СПбГУ, геолог. факультет. Вып. 2. С. 102—107. (Совместно с С. М. Снигиревским).

Palaeofloristic Changes at the Oligocene/Miocene Border in Kazakhstan // 6th European Palaeobotany — Palynology Conference. August 29—September 2, 2002. Athens, Greece. Abstracts. Athens. P. 63—64. (With A. A. Bruch).

Populus takhtajanii sp. nov. (*Salicaceae*) from Mangyus locality (the Sarmatian of Armenia) // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Вып. 14. С. 6—7. (With I. G. Gabrielyan).

2003. (Рец.) Jiao Yu (Yu Jiao), Li Chengsen (Chengsen Li). Yunnan Ferns of China. Beijing, 2001 // Бот. журн.Т. 88. № 1. С. 146—149.

Внутриклеточная локализация ДНК в листьях ископаемых растений // Ботанические исследования в Азиатской России / Матер. XI съезда Русск. бот. о-ва (18—22 августа 2003). Новосибирск; Барнаул. Т. 1. С. 428—429. Т. 2. С. 46—47. (Совместно с А. М. Ефимовым, Э. М. Мачс, О. В. Яковлевой).

О негативном изображении мембран у ископаемых растений // Ботанические исследования в азиатской России / Матер. XI съезда Русск. бот. о-ва (18—22 августа) 2003. Новосибирск; Барнаул. Т. 1. С. 433—434. Т. 2. С. 119—120. (Совместно с О. В. Яковлевой).

DNA extraction from fossil leaves // NECLIME — Neogene Climate Evolution in Eurasia. Annual meeting. 22.09—23.09.2003. Tübingen. P. 19.

On Cuticular Compressions of *Glyptostrobus europaeus* (Taxodiaceae) from Kaydagul Formation (Lower Miocene) of the Central Kazakhstan // Acta Bot. Sinica. Beijing. Vol. 45(6). P. 673—680. (With S. V. Vickulin, Qing-Wen MA, Cheng-Sen LI).

2004. Ultrastructure of some types of pollen grains from the Albian—Turonian of Kazakhstan // XI International Palynological Congress, July 2004, Granada, Spain. P. 458—459. (With V. F. Tarasevich).

Выявление ДНК в листьях ископаемых растений (палеоген и неоген) с помощью ДНК-специфичных флюорохромов // Топорковские чтения. Рудный (Казахстан). Вып. VI. С. 240—243. (Совместно с А. М. Ефимовым, Э. М. Мачс, О. В. Яковлевой).

А. Н. Криштофович — шаги к познанию феномена тургайской флоры // Тез. V чтений памяти А. Н. Криштофовича. СПб., 25—26 октября 2004 г., СПб. С. 28—34.

О западном форпосте Тургайской флоры в Башкирии (поздний олигоцен—ранний миоцен). Там же. С. 34—36.

Aquitanian Climate in Kazakhstan // Там же. С. 90—91. (With A. A. Bruch).

2005. Семинарские фамилии — символическая составляющая русского ономастикона // Факты и версии. Историко-культурологический альманах. СПб. Вып. 4. С. 121—137.

Tamarix kryshtofovichii Takht. et Kutuzk. // Л. Ю. Буданцев (ред.). Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств. М., СПб. Т. 4. С. 127—128. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном и И. Г. Габриеляном).

Populus orzhilanensis Kornilova // Там же. С. 67—68. (Совместно с И. Г. Габриеляном).

Populus takhtajanii I. Gabrielyan et Zhil. sp. nov. // Там же. С. 148. (Совместно с И. Г. Габриеляном).

Об исследовательском интересе к изучению тургайских палеофлор в Казахстане после войны 1941—1945 годов // Современные проблемы палеофлористики, палеофитогеографии и фитостратиграфии / Тез. докл. Междунар. палеобот. конф. Москва, 17—18 мая 2005 г. М.: ГЕОС. С. 14—15.

О разнообразии казахстанских флор в конце позднего эоцена // Современные проблемы палеофлористики, палеофитогеографии и фитостратиграфии / Тр. Междунар. палеобот. конф. Москва, 17—18 мая 2005 г. М.: ГЕОС. Там же. С. 97—101.

Александр Викторович Ярмоленко (к столетию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 90. № 7. С. 1135—1145. (Совместно с С. С. Иконниковым и А. Д. Ярмоленко).

О некоторых важных проблемах четвертичной палинологии // Бот. журн. Т. 90. № 9. С. 1465—1469. (Совместно с В. Ф. Тарасевич и П. И. Токаревым).

2006. Zhaman-Kaindy-I — an unusual flora of the end of Late Eocene in Central Kazakhstan // 7th European Palaeobotany—Palynology Conference. Program and Abstracts. September 6—11, 2006 Prague. P. 164.

Megaspore ultrastructure of two *Selaginella* species from the Pliocene of Moiseyevo (European part of Russia) and the Miocene of Kartashovo (West Siberia) // Там же. P. 138. (With V. F. Tarasevich).

Моспанов, Мосципанов, Мостепанов ... // Русская речь. № 4, июль—август. С. 107—108.

Памяти палеоботаника Игоря Викторовича Васильева (1921—2005) // Бот. журн. Т. 91. № 10. С. 1594—1600.

О некоторых русских прозвищных фамилиях // Русская речь. № 6, ноябрь—декабрь. С. 100.

2007. Early miocene climate of Central Eurasia — Evidence from Aquitanian floras of Kazakhstan // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2007. Vol. 248. P. 32—48. (With A. A. Bruch).

Находка нового вида *Pteroceltis* (*Ulmaceae*) в раннепалеоценовой флоре Уюня, Северо-восток Китая // Бот. журн. Т. 92. № 7. С. 1066—1070. (Совместно с А. Г. Аблаевым, Ван Ю.-Ф., Ли Чен-Сен, Д. В. Громыко).

Моя история познания геологического (палеоботанического) прошлого Казахстана // Концепция фазовых переходов в биологических системах. 2007. (В печати).

Система палеофлористических индекс-видов для олигоцена—нижнего миоцена Казахстана // Концепция фазовых переходов в биологических системах. 2007. (Совместно с О. В. Ковалевым). (В печати).

КНИГИ, ВЫШЕДШИЕ ПОД РЕДАКЦИЕЙ С. Г. ЖИЛИНА

Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука. 1974. Т. 1. *Magnoliaceae—Eucommiaceae.* 190 с., 124 табл. ил. (А. Л. Тахтаджян — ответственный редактор, С. Г. Жилин — заместитель ответственного редактора).

Жизнь растений в шести томах. Том четвертый. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. М.: Просвещение. 1978. 447 с. с ил.; 32 л. ил. (Под ред. И. В. Грушвицкого и С. Г. Жилина).

Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука. 1980. 136 с. (С. Г. Жилин — ответственный редактор).

Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука. 1982. Т. 2. *Ulmaceae—Betulaceae.* 216 с., 172 табл. ил. (А. Л. Тахтаджян — ответственный редактор, С. Г. Жилин — заместитель ответственного редактора).

Формирование эоценово-миоценовой флоры Казахстана и Русской равнины // Криштофовические чтения. Вып. 2. Л., 1991. 136 с., 10 + 4 + 10 + 10 табл. ил. (Под ред. С. Г. Жилина).

Местонахождения ископаемых растений, нуждающиеся в охране // Тр. БИН РАН. 1994. Вып. 12. 100 с., 16 табл. ил., 1 карта-схема. (Ответственный редактор — А. Л. Тахтаджян, редакторы — Н. С. Снигиревская и С. Г. Жилин).

Концепция фазовых переходов в биологических системах. Сб. статей. 2007. (Ответственные редакторы О. В. Ковалев, С. Г. Жилин). (В печати).

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 11)

Стр.

LICHENES

Plaeophyscia disecta G. Urban., Y. Urban. et T. Onn. **sp. nov.** 1742

BRYOPHYTA

Stereodon calcicola (Ando) Afonina et Cherdantseva comb. nov. 1760

PLANTAE VASCULARES

Сем. *Asteraceae* подсем. *Cicharioideae* (Juss.) Chevall. триба *Chichorieae* Lam. et DC. **подтриба Taraxacinea** Tzvel. **subtrib. nov.** 1748
Cichorium endivia L. **var. roborovskyi** Tzvel. **var. nov.** 1748
Crepis lomonosovae Tzvel. **sp. nov.** 1748
Crepis shihii Tzvel. nom. nov. 1749
Tibetoseris Sennik. **gen. nov.** 1749
Tibetoseris angustifolia Tzvel. **sp. nov.** 1750
Tibetoseris ladyginii Tzvel. **sp. nov.** 1750
Tibetoseris tianschanica (Shih) Tzvel. comb. nov. 1751
Askellia ladyginii Tzvel. **sp. nov.** 1751
Askellia melanthera (An) Tzvel. comb. nov. 1752
Sonchella Sennik **gen. nov.** 1753
Sonchella pratensis (Shih) Tzvel. comb. nov. 1753
Soroseris Stelb. **sect. Ochranthae** Tzvel. **sect. nov.** 1753
Soroseris occidentalis (Stebb.) Tzvel. comb. et stat. nov. 1753
Syncalathium Lipsch. **sect. Chrysocephala** Tzvel. **sect. nov.** 1753
Mulgedium roborovskii Tzvel. **sp. nov.** 1753
Mulgedium **sect. Changia** Tzvel. **sect. nov.** 1754
Cicerbita glabra (Sennik.) Tzvel. comb. nov. 1754
Chaetoseris Shih **sect. Roborovskia** Tzvel. **sect. nov.** 1754
Chaetoseris prattii (Dunn) Tzvel. comb. nov. 1754
Chaetoseris albiflora Tzvel. **sp. nov.** 1754
Chaetoseris potaninii Tzvel. **sp. nov.** 1755
Chaetoseris sect. Cyanoglossa (Liu et Ho) Tzvel. comb. nov. 1756
Chaetoseris cyanea (Liu et Ho) Tzvel. comb. nov. 1756
Chaetoseris ladyginii Tzvel. **sp. nov.** 1756
Chaetoseris zhenduoi (Liu et Ho) Tzvel. comb. nov. 1756

Chaetoseris neglecta Tzvel. **sp. nov.** 1756
Crepidifolium Sennik. **gen. nov.** 1752
Crepidifolium tenuifolium (Willd.) Sennik. comb. nov. 1752
Crepidifolium altaicum (Babc. et Stebb.) Tzvel. comb. nov. 1752
Crepidifolium diversifolium (Ledeb. ex Spreng.) Tzvel. comb. nov. 1752
Crepidifolium tenuicaule (Babc. et Stebb.) Tzvel. comb. nov. 1752

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2007. VOL. 92. N 11)

Page

Potemkin A. D. *Marchantiophyta*, *Bryophyta*, *Anthocerotophyta*, the specific ways of gametophyte trend of evolution of the land plants 1625

COMMUNICATIONS

Genkal S. I., Trifonova I. S. Materials on the flora of *Bacillariophyta* in the Narva River and the Narva Reservoir (North-Western Russia). 2. *Pennatophyceae* 1652
Stonik I. V., Orlova T. Yu. *Pseudo-nitzschia* (*Bacillariophyta*) species dominating in summer-autumn plankton in the Aniva Bay (the Sea of Okhotsk) 1656
Czernyadjeva I. V., Ignatova E. A. The mosses of the nature park «Kljuchevskoi» (Kamchatka, Far East) 1663
Omarova S. O., Abachev K. Yu., Magomedova M. A. Comparative analysis of limestone plateau floras of the Inner Daghestan 1681
Zhuravleva E. N., Ipatov V. S. Interrelations between plant species in boggy pine forests in the North-Western Russia. 3. The quantitative variability 1691
Kipriyanova L. M. The *Potamogeton* species (*Potamogetonaceae*) and their ecology in forest-steppe and steppe lakes of the Novosibirsk Region (West Siberia) 1706
Vetluzhskikh N. V., Lashchinsky N. N. Rare plants of the Kemerovo Region on dump banks after open gold-mining 1716
Muravnik L. E. Morphology and ultrastructure of the pericarp trichomes in *Juglans* species (*Juglandaceae*) in the context of synthesis of secondary metabolites 1720
Golovko T. K., Tabalenkova G. N., Dymova O. V. Pigment apparatus of Subpolar Ural plants 1732

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Urbanavichus G. P., Urbanavichene I. N., Otnukova T. N. *Phaeophyscia dissecta* (*Physciaceae*, *Lecanorales*), a new lichen species from the Southern Siberia (Russia) . . 1742
Tzvelev N. N. New taxa and new combinations of *Asteraceae* taxa from the Central Asia 1747

FLORISTIC RECORDS

Golubkova N. S., Chabanenko S. I. *Usnea mutabilis* (*Parmeliaceae*), a new species for the lichen flora of Russia 1758
Afonina O. M., Cherdantseva V. Ja. *Stereodon calcicola* (*Pylasiaceae*, *Musci*), a new species for the moss flora of Russia 1760
Taran G. S., Silantieva M. M., Shibanova A. A. Floristic records in floodplains of the Ob River and its tributaries (Altai Territory) 1763

JUBILEES AND MEMORIAL DATES

Popova T. N. Towards the 90th anniversary of Lyudmila Ivanovna Ivanina 1769
Gabrielyan I. G. Sergey Glebovich Zhilin (on his 76th anniversary) 1776
Index of new plant names 1789

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2007. Т. 92. № 11)

Стр.

Потёмкин А. Д. *Marchantiophyta*, *Bryophyta*, *Anthocerotophyta* — особые пути гаметофитного направления эволюции высших растений 1625

СООБЩЕНИЯ

Генкал С. И., Трифонова И. С. Материалы к флоре *Bacillariophyta* реки Нарвы и Нарвского водохранилища (Северо-Запад России). 2. *Pennatophyceae* 1652

Стоник И. В., Орлова Т. Ю. Виды рода *Pseudo-nitzschia* (*Bacillariophyta*), доминирующие в летне-осеннем планктоне в заливе Анива (Охотское море) 1656

Чернядьева И. В., Игнатова Е. А. Мхи природного парка «Ключевской» (Камчатка, Дальний Восток) 1663

Омарова С. О., Абачев К. Ю., Магомедова М. А. Сравнительный анализ флор известняковых плато Внутреннего Дагестана 1681

Журавлева Е. Н., Ипатов В. С. Взаимоотношения видов растений в заболоченных сосновых лесах Северо-Запада России. 3. Количественная изменчивость 1691

Киприянова Л. М. Состав и экология видов рода *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) в лесостепных и степных озерах Новосибирской области 1706

Ветлужских Н. В., Лащинский Н. Н. Редкие растения Кемеровской области на отвалах золотодобычи 1716

Муравник Л. Е. Морфология и ультраструктура трихом перикарпия у видов *Juglans* (*Juglandaceae*) в связи с синтезом вторичных метаболитов 1720

Головко Т. К., Табаленкова Г. Н., Дымова О. В. Пигментный аппарат растений Приполярного Урала 1732

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н., Отнюкова Т. Н. *Phaeophyscia dissecta* (*Physciaceae*, *Lecanorales*) — новый вид лишайника из Южной Сибири (Россия) 1742

Цвелёв Н. Н. Новые таксоны и новые комбинации таксонов сложноцветных (*Asteraceae*) из Центральной Азии 1747

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Голубкова Н. С., Чабаненко С. И. *Usnea mutabilis* (*Parmeliaceae*) — новый вид для флоры лишайников России 1758

Афонина О. М., Черданцева В. Я. *Stereodon calcicola* (*Pylasiaceae*, *Musci*) — новый вид во флоре мхов России 1760

Таран Г. С., Силантьева М. М., Шибанова А. А. Флористические находки в поймах реки Оби и ее притоков (Алтайский край) 1763

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Попова Т. Н. К 90-летнему юбилею Людмилы Ивановны Иваниной 1769

Габриелян И. Г. Сергей Глебович Жилин (к 75-летию со дня рождения) 1776

Указатель новых названий растений 1789

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 11. 1625—1792.